P. GILIS

PRÉCIS D'EMBRYOLOGIE

ADAPTÉ AUX SCIENCES MÉDICALES

PRÉFACE DE MR MATHIAS DUVAL

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR

BIBLIOTHÈQUE DIAMANT

LES SCIENCES MÉDICALES ET BIOLOGIQUES

MANUEL D'OBSTÉTRIQUE

Ou *Aide-Mémoire de l'élève et du praticien*, par M. le Dr Nielly. 2e édition, revue et augmentée, avec 57 fig. dans le texte.............................. 5 fr.

MANUEL MÉDICAL D'HYDROTHÉRAPIE

Par M. le Dr Beni-Barde, médecin en chef de l'Établissement hydrothérapique d'Auteuil. 2e édition, avec figures dans le texte .... 6 fr.

MANUEL DU MICROSCOPE.

Dans ses applications au diagnostic et à la clinique, par MM. les Drs Mathias Duval et Lereboullet. 2e édition, avec 96 figures dans le texte.................. 6 fr.

LES BANDAGES ET LES APPAREILS A FRACTURES

Par M. le Dr Guillemin. 2e édition, avec 155 figures dans le texte.. 8 fr.

PRÉCIS THÉORIQUE ET PRATIQUE DE L'EXAMEN DE L'ŒIL ET DE LA VISION

Par M. le docteur Chauvel, médecin principal de l'armée, professeur à l'École du Val-de-Grâce, avec 149 figures dans le texte.............................. 6 fr.

LE MÉDECIN

Devoirs privés et publics, ses rapports avec la jurisprudence et l'organisation médicales, par M. Dechambre, membre de l'Académie de médecine............ 6 fr.

LES EAUX MINÉRALES DANS LES AFFECTIONS CHIRURGICALES

M. le docteur Eugène Rochard, médecin de 1re classe la marine, avec une préface de M. Jules Rochard, mbre de l'Académie de médecine........... 5 fr.

IS DE MICROBIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE

M. L. H. Thoinot et E. J. Masselin, avec 75 figures res et en couleur dans le texte.............. 6 fr.

PARIS

ographie, son hygiène, ses maladies, par M. le n Colin, médecin inspecteur de l'armée. 1 volume 2 pages.. 6 fr.

6426-90. — Corbeil. Imprimerie Crété.

PRÉCIS
D'EMBRYOLOGIE
ADAPTÉ AUX SCIENCES MÉDICALES

PAR

P. GILIS

PROFESSEUR AGRÉGÉ A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE MONTPELLIER
CHEF DES TRAVAUX ANATOMIQUES

Avec 175 figures dans le texte

PRÉFACE

PAR

M. Mathias DUVAL

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1891

Ce livre est la reproduction de leçons faites dans une Faculté de médecine. Il a fallu le composer suivant des exigences spéciales et viser un but principal, et même à peu près unique, la connaissance du corps humain.

Décrire clairement les faits; choisir, parmi les nombreuses théories, la plus vraisemblable; éviter les incursions trop fréquentes dans l'Embryologie comparée et ne prendre à celle-ci que les notions indispensables; telles sont, nous semble-t-il, les conditions que nous avions à remplir.

En raison de la spécialité de ses études, le médecin ne peut aborder l'Embryologie à la façon du zoologiste; néanmoins il lui est nécessaire de s'initier à cette science. L'Embryologie, en effet, jette sur l'anatomie descriptive une lumière féconde; elle agrandit les horizons et donne souvent la raison des dispositions organiques; elle explique les malformations dont

elle précise les lois; enfin, elle apporte à l'histoire ancestrale de l'homme des documents précieux.

Ce sont là les idées qui nous ont guidé dans la rédaction de cet ouvrage. Nous avons voulu, par-dessus tout, être utile à ceux qui désirent connaître et comprendre l'homme.

M. le professeur V. Paulet, M. le professeur Mathias Duval, l'éditeur, M. G. Masson, nous ont témoigné une inépuisable bienveillance pendant la confection de ce livre. Qu'il nous soit permis de leur exprimer ici nos sentiments de reconnaissance et de respectueuse sympathie.

PAUL GILIS.

Montpellier, 1er octobre 1890.

PRÉFACE

PAR

M. le Professeur Mathias DUVAL.

Mon cher ami,

La lecture de votre *Précis d'Embryologie adapté aux sciences médicales* a évoqué dans mon esprit, et fait revivre comme souvenir personnel la série des impressions d'étonnement qu'éprouve tout élève en médecine tant soit peu curieux du pourquoi des choses, en présence de dispositions anatomiques qui, dans leur apparence paradoxale, semblent n'avoir d'autre explication que la vieille formule des *Caprices de la nature.* Lorsque, au début de ses études, le jeune anatomiste suit le trajet des artères spermatiques, comment ne serait-il pas surpris et interrogatif en voyant un organe situé au-dessous du pubis aller emprunter ses vaisseaux artériels, tout en haut, à l'aorte abdominale, au niveau de ceux du rein ? Puis, quand

il aborde la névrologie, que penser de ce nouveau caprice qui fait naître et marcher le nerf laryngé inférieur de manière à allonger inutilement le chemin à parcourir et l'oblige à revenir sur ses pas, suivant un trajet qui lui vaut le nom de *récurrent?* Et le nerf phrénique? Pourquoi cette origine cervicale, comme s'il devait innerver un scalène, alors qu'il lui faut descendre longuement et traverser tout le thorax pour aller se distribuer dans le diaphragme, à la limite du thorax et de l'abdomen? Dans les organes des sens, quelle bizarrerie que cette rétine, dont les éléments sensibles occupent la couche la plus profonde, et combien cette disposition paradoxale des vertébrés devient plus étonnante encore, quand on apprend que chez les mollusques les cônes et les bâtonnets occupent une situation inverse, plus logique dirait-on volontiers en se rapportant aux nécessités physiologiques. Mais poursuivons la série ascendante des études et des étonnements, avec quelques exemples choisis dans le grand nombre. En histologie des centres nerveux, que signifient ces ressemblances entre les cellules nerveuses et les cellules de la névroglie d'une part, et d'autre part les éléments de la couche de Malpighi de la peau? Puis, lorsque les exercices de physiologie expérimentale nous forcent à passer de l'homme

aux animaux, s'il s'agit, par exemple, d'injecter une substance dans l'aorte, voici que chez le chien nous trouvons, comme chez l'homme, la crosse aortique à gauche ; mais, chez l'oiseau elle est à droite ; chez la grenouille il y a deux crosses aortiques, l'une droite, l'autre gauche. Chez ce même animal, les tubes urinifères reçoivent non seulement l'urine, mais encore le produit testiculaire, etc. Enfin, en abordant les études pathologiques elles-mêmes, l'immense champ des malformations et des cas tératologiques se présente, et nous ne sommes pas médiocrement surpris d'observer ici une sériation régulière dans les divers degrés d'une même monstruosité, et de reconnaître une sorte d'ordre logique dans ce qui semblait *à priori* ne devoir être qu'irrégularité et désordre.

A tous ces étonnements, une explication absolument complète est donnée par la science qui nous révèle les origines des formations anatomiques et de leurs rapports, par l'*Embryologie*. En histoire, les événements les plus imprévus nous apparaissent, dès que nous connaissons la série de ceux qui les ont précédés, comme une conséquence logique et inévitable de ceux-ci. Pour toutes les formes de l'activité humaine, l'état constaté à un moment donné est la résultante des stades successifs par lesquels a passé

cette activité ; l'arrêt se produit à un niveau variable selon les diversités de milieu et de circonstances environnantes. De même, les formes et rapports anatomiques, les structures et textures histologiques, les anomalies et malformations, sont des résultats fatalement liés à leurs antécédents, et la connaissance de la longue chaîne des événements anatomiques, qui ont amené le monde organisé à être ce qu'il est aujourd'hui, nous montre un rapport logique aussi bien entre les divers détails d'organisation des différents êtres, qu'entre les différents appareils et les diverses pièces d'un appareil chez un être pris en particulier, par exemple chez l'homme.

Chaque époque a ses idées directrices s'appuyant plus particulièrement sur des recherches qui attirent à ce moment les esprits. On peut dire qu'actuellement les faits révélés par les recherches embryologiques ont jeté un tel jour sur toutes les études d'ordre biologique, que l'embryologie est devenue la science directrice de l'anatomie et de la zoologie. Du jour où l'étude du développement des êtres a montré qu'un embryon, pour arriver à l'état de sujet achevé, traverse différents stades transitoires et rapides, dans lesquels son organisation représente l'état définitif d'espèces inférieures, l'embryologie est devenue le critérium le plus sûr

des classifications zoologiques, puisque seule elle donne une réalité objective aux rapports de parenté que doivent exprimer ces classifications ramenées ainsi à la formule d'arbres généalogiques. Ce qui est vrai pour l'ensemble d'un être l'est également pour chacun de ses organes, de sorte qu'ici encore l'embryologie devient le guide le plus fidèle des études d'anatomie comparée. Pour ne rappeler que la plus ancienne des formules données à cet égard par un Français qu'on oublie trop souvent, quand on parle des origines de la doctrine de l'évolution, mais dont vous avez soin de rappeler le nom, notre anatomiste Serres ne disait-il pas, dès 1842, que « l'organogénie humaine est une anatomie comparée transitoire, comme à son tour l'anatomie comparée est l'état fixe et permanent de l'organogénie de l'homme » ?

Dans cette science embryologique, qui, par son immense portée, comprend toutes les branches des sciences biologiques, vous avez choisi, au point de vue des applications, un rameau spécial, d'étendue relativement modeste, mais de première importance, parce qu'il s'adresse à un public nombreux et qu'il était nécessaire d'intéresser à ces études. Vous avez voulu, dans vos cours à la Faculté de Montpellier, et dans votre livre, montrer combien les études médi-

cales pourront trouver de profit à s'éclairer des lumières de l'embryologie. Mais, comme tout se tient dans cet ordre de notions scientifiques, puisque c'est précisément le propre de l'embryologie que de relier ensemble toutes les branches des connaissances anatomiques et zoologiques, vous n'avez pu vous soustraire, d'une manière absolue, à certaines conséquences du point de vue général et comparatif où vous plaçait forcément l'étude de l'embryologie. Si spécialisé que fût le champ que vous avez choisi, vous ne pouviez et ne deviez vous y confiner étroitement. Vous avez bien compris que si loin des mammifères et de l'homme que fut placé l'amphioxus, c'est par lui qu'il fallait commencer l'étude des résultats de la segmentation de l'œuf, de la formation des feuillets blastodermiques. Venait ensuite une des plus grosses questions de morphologie générale, la théorie de la *gastrula*. Celui qui entreprendra un jour de retracer l'histoire critique de cette grande conception, de résumer les travaux innombrables auxquels elle donne lieu en ce moment, et d'établir sur des bases solides cette détermination des formes embryonnaires qui dessinent le passage des protozoaires aux métazoaires, et des invertébrés aux vertébrés, celui-là devra consacrer au moins un gros volume à une

pareille tâche. Si tentant que fût le sujet, vous avez su vous retenir et en condenser en quelques pages les notions les plus essentielles. Celui qui vous aura lu saura ce que c'est que l'*archentéron*, que le *blastopore*, que l'*anus de Rusconi*, que la *ligne primitive* ; il en saura assez pour pouvoir aborder des mémoires spéciaux, s'il est porté vers ces études par un goût que, du reste, vous aurez contribué à faire naître. De même pour la question du *parablaste*, pour la théorie du *cœlome*, etc.

Mais j'ai hâte d'en arriver au point de vue spécial auquel vous vous êtes placé, et de voir si, en effet, ce *Précis d'embryologie* répond bien aux exigences des études médicales et, notamment, aux besoins d'explications que j'ai tout d'abord signalés.

Il n'y a guère lieu de parler de la nécessité de l'étude des organes annexes du fœtus, amnios, chorion, placenta, caduque, etc. ; ce sont les sujets auxquels l'ancien enseignement médical bornait l'étude de l'embryologie, et ils ne sauraient être omis, puisqu'ils sont une des parties essentielles des connaissances scientifiques, indispensables à l'art des accouchements. De même la circulation, ou, pour mieux dire, les modes successifs de circulation de l'embryon ont toujours été considérés comme nécessaires

à connaître pour mieux comprendre la circulation de l'adulte.

Mais aujourd'hui, les études médicales peuvent demander et doivent obtenir de l'embryologie bien d'autres lumières, que votre livre vient, en effet, leur apporter.

Que de questions aujourd'hui résolues par l'embryologie et qui, naguère, étaient autant de *caput mortuum* de l'anatomie, de résidus dont la signification échappait à l'analyse du scalpel aussi bien qu'à celle du microscope. Tels sont les organes rudimentaires, hypophyse, glande pinéale, utricule prostatique, organe de Rosenmüller, corps de Giraldès, etc., pour ne citer que les principaux. L'embryologie nous montre en eux des organes ancestraux, qui ont servi à des stades antérieurs de l'évolution, qui servent encore chez les types inférieurs, mais qui ont perdu tout usage et tendent à disparaître par une atrophie graduelle chez les organismes supérieurs ; de même certains mots d'une langue passent peu à peu hors d'usage, se retrouvent encore dans quelques locutions spéciales, mais perdent peu à peu leur individualité propre et disparaissent du langage usuel. Tous ces organes rudimentaires sont expliqués par l'embryologie, et leurs connexions chez l'embryon indiquent leurs anciens usages, c'est-à-dire leur

signification morphologique et leurs homologies, comme c'est le cas pour l'utricule prostatique si bien nommé *uterus masculinus*, pour le corps de Giraldès et l'organe de Rosenmüller, lesquels complètent si nettement la série des homologies des organes génitaux internes mâles et femelles.

Toute l'anatomie descriptive est expliquée, si je puis ainsi m'exprimer, par l'embryologie. La première nous apprend *comment* sont les choses, la seconde nous montre *pourquoi* elles sont ainsi. Comment comprendre la colonne vertébrale et les disques invertébraux sans l'histoire de la corde dorsale ? Dans ce même ordre d'idées, la théorie vertébrale du crâne a été complètement remaniée par les notions du développement, et l'embryologie, qui semblait un moment ébranler la notion des vertèbres craniennes, est devenue, en fin de compte, le plus ferme soutien de la théorie vertébrale, en nous montrant dans la tête une métamérie en tout comparable à celle du tronc.

Que de problèmes singuliers soulevés par l'étude de la constitution de la face et du cou, et résolus aussitôt par l'histoire du développement de ces parties ! La provenance des osselets de l'ouïe, l'ensemble de l'appareil hyoïdien, ne se comprennent qu'avec l'évolution de l'appareil branchial. Sans parler des anomalies et malfor-

b.

mations, plus nombreuses, plus variées, plus régulièrement sériées ici que partout ailleurs, et dont chacune a son équivalent c'est-à-dire son explication dans un stade embryonnaire. Les pages relativement nombreuses que vous consacrez au bec-de-lièvre et à l'os intermaxillaire sont, à cet égard, l'exemple le plus explicite que nous pourrions choisir.

Ces singularités que je signalais, au début, dans le nombre et la situation des crosses aortiques chez divers animaux, objets ordinaires des recherches expérimentales, c'est un jeu de les comprendre après l'étude du développement du système vasculaire, des arcs aortiques; cette étude force même à concevoir *à priori* d'autres dispositions que celles sus-indiquées, et ces dispositions, conçues comme une résultante possible des divers processus embryologiques, on les trouve, en effet, réalisées soit en anatomie comparée, soit en tératologie. Les situations successives qu'occupent ces arcs aortiques par rapport au larynx nous rendent compte du trajet récurrent du nerf laryngé inférieur, de même que la descente du cœur nous explique l'aponévrose cervico-péricardique et nous fait comprendre l'origine bulbo-cervicale des nerfs destinés à l'organe central de la circulation. De même encore les nerfs phréniques, par un

changement de niveau des parties, pendant l'évolution embryonnaire, sont entraînés par un mouvement de descente qui établit un éloignement si prodigieux entre leur origine cervicale et leur terminaison diaphragmatique, c'est-à-dire abdominale. Est-il besoin de dire qu'un semblable processus explique l'origine et le trajet des artères spermatiques et utéro-ovariennes?

La symétrie bilatérale des organes semble une des lois les plus générales de l'organisation. Cependant, les viscères y échappent plus ou moins complètement, au moins chez les vertébrés supérieurs et chez l'homme, alors qu'ils y obéissent de plus en plus, à mesure qu'on descend l'échelle des êtres. Mais, chez l'embryon, tout est parfaitement symétrique, aussi symétrique que chez une sangsue, que chez un ver schématique. L'étude du développement nous fait assister graduellement à la production des asymétries, que l'anatomie descriptive classique aurait été tentée de considérer comme originelles, et qui ne sont que le résultat soit d'une atrophie unilatérale pour les organes primitivement pairs, soit d'une torsion ou d'un changement de direction pour les organes primitivement impairs et médians. C'est ce que le lecteur saura apprécier en lisant par exemple l'étude

du développement des épiploons et des méso-gastres ; l'appareil vasculaire, l'appareil respiratoire, l'appareil digestif subissent ces transformations, et, ici encore, les anomalies dans l'évolution nous expliquent les dispositions tératologiques et notamment l'inversion ou transposition des viscères.

Dans une autre série d'organes, les pages substantielles que vous donnez au développement de l'appareil génital (externe et interne), du cloaque et de son cloisonnement, des glandes sexuelles dans leurs rapports avec le corps de Wolff, établissent, par le fait même, les homologies de ces organes dans les deux sexes, permettent d'expliquer les organes rudimentaires auxquels il a été fait précédemment allusion, et rendent évidentes les connexions de l'appareil urinaire et de l'appareil génital, connexions plus intimes encore chez les vertébrés inférieurs, tels que les batraciens. Chez ceux-ci, en effet, les produits urinaires et spermatiques ont les mêmes voies d'excrétion, c'est-à-dire qu'ici le développement n'a pas dépassé ces stades primitifs où, chez l'embryon humain lui-même, nous voyons le corps de Wolff, destiné à former les voies spermatiques, fonctionner primitivement comme organe rénal.

L'origine ectodermique des éléments du sys-

tème nerveux central établit, entre ceux-ci et l'épiderme, une parenté étroite qui se révèle, en effet, chez l'adulte, par les traits de ressemblance entre les cellules malpighiennes d'une part, et, d'autre part, les cellules nerveuses et les cellules de névroglie. Et ce n'est là qu'un des nombreux exemples des éclaircissements que l'embryologie apporte à l'anatomie microscopique; le lecteur en trouvera bien d'autres, notamment dans votre étude du développement des glandes vasculaires, aussi bien que dans celle de la formation du foie et du pancréas, et il verra ainsi tranchée la question de savoir s'il faut rapprocher le pancréas des glandes salivaires ou du foie.

Mais il faut nous borner dans ces énumérations; elles montrent, et la lecture de votre *Précis* montrera bien plus complètement encore, que les études embryologiques, à côté de leur intérêt philosophique dans les ordres de notions biologiques les plus élevées, ont encore, pour l'enseignement médical, un intérêt plus direct et plus pratique : les débutants en anatomie descriptive doivent y trouver un guide précis et certain, qui simplifie et schématise naturellement les choses; ceux qui sont déjà plus avancés en anatomie y puiseront un précieux complément d'instruction, notamment

pour systématiser leurs notions d'anatomie générale; enfin, ceux qui voudront entreprendre des recherches personnelles n'auront pas de peine à s'apercevoir qu'un champ immense reste encore inexploré dans le domaine de l'anatomie descriptive; ce n'est pas l'anatomie descriptive de l'adulte, dans laquelle nos maîtres ne nous ont plus laissé que bien peu à glaner; mais c'est dans la série des transformations qui, chez l'embryon et le fœtus, amènent graduellement les choses à leur état achevé; pour les appareils articulaires, pour les masses musculaires des membres, pour les vaisseaux et nerfs périphériques, pour les gaines tendineuses, pour bien des parties du squelette lui-même, il s'agit encore d'expliquer les faits acquis; nous savons comment sont les choses, mais presque tout est à faire pour savoir pourquoi elles sont ainsi.

Voilà pourquoi la science du développement a une double valeur explicative et suggestive. La plupart des traités d'embryologie présentent ces deux points de vue surtout dans leurs rapports avec l'histoire naturelle en général; ils s'adressent principalement aux zoologistes. Vous avez pensé qu'il y avait lieu de faire à cet égard quelque chose pour le public médical, qui pouvait paraître trop indifférent aux progrès de l'embryologie, faute d'une préparation spéciale-

ment adaptée à ses besoins; c'est à ce titre que votre *Précis* vient combler une véritable lacune. Connaissant à fond ce public par votre pratique de l'enseignement vous saviez où toucher juste pour l'intéresser; votre livre en est la preuve. Je suis donc heureux de vous avoir encouragé dans ce projet lorsque vous me l'avez communiqué pour la première fois; je vous félicite de la manière dont vous l'avez réalisé; et je vous remercie, enfin, de l'honneur que vous me faites en me choisissant pour le présenter au public.

MATHIAS DUVAL.

Paris, octobre 1890.

PRÉCIS

D'EMBRYOLOGIE

INTRODUCTION

Dans ces dernières années, l'embryologie a réalisé de très grands progrès. Nous rappellerons brièvement les étapes parcourues par cette science toute nouvelle et déjà si avancée (1).

Depuis Aristote jusqu'au XVIe siècle, on se contenta des théories exposées par ce philosophe dans son petit traité sur la « genèse des animaux ».

Pendant cette longue période, les progrès de l'anatomie elle-même furent enrayés par les doctrines erronées de Galien.

Au XVIe siècle, il y eut un véritable réveil : les doctrines galéniques, violemment attaquées, s'effondrent sous les résultats de l'observation directe. On fait de l'embryologie expérimentale, et, en 1604,

(1) Gilis. L'Embryologie, son histoire, son rôle dans les sciences anatomiques. *Gaz. hebd. d. sc. méd. Montpellier*, 1887.

Fabrice d'Aquapendente suit le développement du poulet avec méthode.

Mais alors se produit une théorie dont l'influence retardera la marche en avant de cette science. C'est la théorie de la *préexistence des germes* ou de la *préformation*, ou encore de l'*emboîtement infini des germes*, formulée par un médecin de Venise, Aromatari, en 1625. En voici l'idée fondamentale : *L'embryon, miniature de l'homme adulte, est dans l'œuf; les générations passées et futures ont été emboîtées dans l'ovaire d'Ève.* Comme on croyait que la terre avait six mille ans d'existence, Haller évaluait très sérieusement à 200,000 millions le nombre des germes contenus dans l'ovaire de la première femme. Le développement n'était qu'un agrandissement de parties existantes. Dès lors, à quoi bon observer l'infiniment petit, quand on pouvait étudier l'individu en plein développement? L'embryologie consistait tout au plus à constater à quel moment tel ou tel organe devient visible.

En 1667, L. Ham, élève de Leuwenhoek, découvrit les spermatozoïdes chez les animaux. Cette notion nouvelle n'eut d'autre résultat que de diviser les savants en *ovistes* ou *spermistes*, suivant qu'ils admettaient l'emboîtement des germes dans l'œuf ou dans le spermatozoïde.

De telles conceptions étaient soutenues par les hommes les plus éminents. En 1830, Cuvier les défendait encore. Elles n'ont plus aujourd'hui qu'un intérêt historique. La *théorie de la préformation* a définitivement fait place à la *théorie de l'épigénèse.*

La théorie de l'*épigénèse* affirme la *création successive des organes par la différenciation d'une masse cellulaire homogène.*

Harvey, l'auteur de la découverte de la circulation, fut le premier à entrevoir cette vérité. Ses vues sont souvent admirables : il a, le premier, formulé les relations qui existent entre le développement de l'individu et le développement de l'espèce. Il ne fut pas compris de ses contemporains.

En 1759, Gaspard Frédéric Wolff soutenait, à Berlin, une thèse intitulée *Theoria generationis*, dans laquelle il cherchait à établir que les organes n'existaient pas préformés dans l'œuf. On peut dire que Wolff a été le père de l'embryologie : c'est lui qui a mis cette science dans sa véritable voie. Il a très bien décrit le développement des intestins et son nom est resté attaché aux reins primitifs de l'embryon, les *corps de Wolff*.

La fin du XVIIIe siècle et le commencement du XIXe ne furent marqués que par des travaux de détail. Il faut attendre jusqu'à l'année 1812, après la traduction, par Meckel, du traité de Wolff *De formatione intestinorum*, pour que l'embryologie prenne un nouvel essor.

Döllinger (1814) publie un grand mémoire sur l'*Embryologie du cerveau.*

Pander (1817) expose la théorie des feuillets germinatifs dans l'*istoire des métamorphoses que subit l'œuf pendant les cinq premiers jours de l'incubation.*

Von Baer, leur élève, publie, de 1828 à 1837, une série de travaux, fait des découvertes dans presque

toutes les parties de l'embryologie et se place ainsi au premier rang parmi les embryologistes. En même temps, se poursuivent les travaux de Purkinje, de Prévost et Dumas, de Delpech et Coste, de Wagner, Rusconi, Dugès, Serres, etc., qui fixent les éléments fondamentaux de l'embryologie descriptive.

Les recherches ont encore porté plus loin. En 1839, Schwann formulait la théorie cellulaire : *omnis cellula e cellulà.* Il fallait donc suivre le développement de la première cellule, l'œuf. De là, les remarquables travaux sur la segmentation du vitellus, sur les divisions cellulaires, auxquels se rattachent les noms de Kupffer, Goette, His, Balfour, Van Beneden, Kölliker, Mathias Duval, etc., qui nous conduisent en pleine période actuelle et au triomphe définitif de la théorie de l'épigénèse.

Dans ces dernières années, l'embryologie a acquis enfin une importance plus grande et une plus haute portée. L'école transformiste a, en effet, montré combien cette science est utile pour élucider la question si compliquée de l'origine des espèces et de leur évolution.

Serres, en 1842, disait : « l'organogénie humaine est une anatomie comparée transitoire, comme à son tour l'anatomie comparée est l'état fixe et permanent de l'organogénie de l'homme (1) ».

Plus récemment, Hœckel a traduit la même pensée par cette brève proposition : « *l'ontogénie est une*

(1) Principes d'organogénie, page 90.

courte récapitulation de la phylogénie ». Ce qui revient à dire que, dans la série animale, le développement d'un individu reproduit l'évolution des termes de la série placés au-dessous de lui.

On comprend dès lors combien l'étude des différents stades parcourus par l'embryon a de l'intérêt pour établir son histoire ancestrale. Nous ne pourrons que faire entrevoir l'étendue de la question ; pour la traiter complètement, il faudrait parcourir l'embryologie comparée tout entière. Cependant nous aurons souvent l'occasion de constater des faits qui démontrent la haute portée de la loi d'évolution énoncée plus haut.

Le **plan de l'ouvrage** est des plus simples. Il comprend deux parties. Dans la première, nous avons suivi le développement progressif de l'embryon jusqu'à l'apparition des trois feuillets blastodermiques et des organes embryonnaires. Les organes annexes ou enveloppes du fœtus y sont aussi étudiés jusqu'au terme de leur évolution.

La seconde partie est consacrée à l'organogénie; nous avons procédé par appareils organiques, en conservant, autant que possible, l'ordre habituel de l'anatomie descriptive.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

ŒUF OU OVULE

I. DESCRIPTION DE L'ŒUF

1° ŒUF D'OISEAU

Nous étudierons d'abord l'œuf d'oiseau, parce que c'est le sujet d'étude le plus commode; dans grand nombre de questions, nous serons obligés de nous reporter à l'embryologie du poulet.

L'ovaire de la poule peut être comparé à une grappe dont les grains, d'inégale grosseur, seraient formés par des œufs à des degrés divers de développement. Chacun de ces œufs est contenu dans une capsule très vasculaire (*vésicule de de Graaf*). En une certaine région de la capsule, qui offre l'aspect d'une ligne blanche (*stigmate ou ligne stigmatique*), les vaisseaux manquent : c'est l'endroit où la capsule s'ouvrira pour laisser sortir l'œuf ou ovule.

L'ovule est essentiellement constitué par le *jaune de l'œuf* auquel *les parties accessoires* viennent se surajouter (fig. 1).

A. **Parties accessoires.** — Ce sont : 1° l'*albumine de l'œuf;* — 2° la *membrane du test;* — 3° la *coquille.*

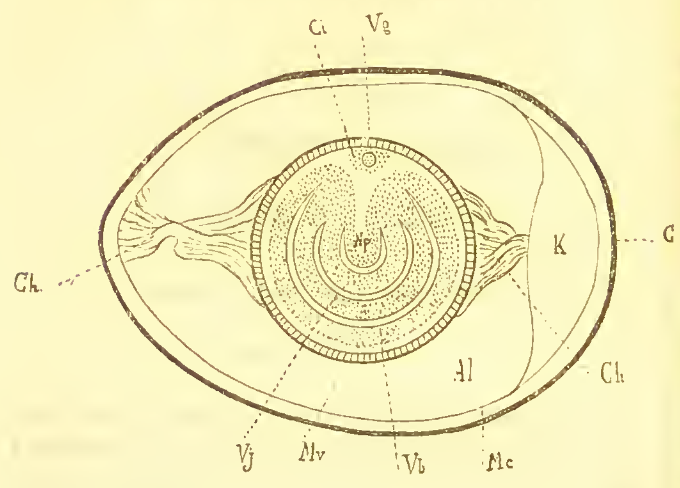


Fig. 1. — Œuf de poule.

C, coquille; — *Mc*, membrane coquillière; — *K*, chambre à air; — *Al*, albumine; — *Mv*, membrane vitelline; — *Vb*, vitellus blanc; — *Vj*, vitellus jaune; — *Ci*, cicatricule; — *Vg*, vésicule germinative; — *Np*, noyau de Pander; — *Ch*, chalazes.

1° Albumine. — Échappé de sa vésicule, l'ovule pénètre dans l'*oviducte*, organe tubuleux et contourné, commençant par une portion évasée en *pavillon* bordé de franges et finissant au cloaque par un segment dilaté, appelé *utérus*.

L'œuf met six heures pour aller du pavillon à l'utérus où il séjourne environ vingt-quatre heures.

Dans la partie supérieure de l'oviducte, l'œuf se

revêt d'*albumine* ou *blanc d'œuf* (*Al*). Cette couche enveloppante s'étire aux deux extrémités en deux cordons roulés en spirale et désignés sous le nom de *chalazes* (*Ch*). Les chalazes maintiennent le jaune suspendu au milieu de la masse albumineuse. Dans la partie moyenne de l'oviducte, l'œuf se revêt des couches les plus superficielles d'albumine.

2° Membrane du test. — Autour de l'enveloppe albumineuse, se forme la *membrane du test* ou *membrane coquillière* (*Mc*).

On distingue, dans cette membrane de texture lamelleuse, deux feuillets : l'un externe, plus grossier, l'autre interne, mince et lisse. Du côté du gros bout de l'œuf, les deux feuillets se séparent, après la ponte, pour former la *chambre à air* (*K*).

3° Coquille. — Enfin, la *coquille* (*C*) se forme dans l'utérus, par un dépôt de sels calcaires, en douze, dix-huit ou vingt-quatre heures.

B. **Jaune de l'œuf ou ovule.** — Celui-ci est constitué : 1° par une mince membrane d'enveloppe, *membrane vitelline* (*Mv*) ; 2° par une masse contenue, le *vitellus*.

Vitellus. — Si l'on examine un œuf récemment pondu, nageant dans son albumen, la coquille à moitié enlevée, l'on aperçoit, au pôle supérieur du jaune, un disque blanc de 3 millimètres de diamètre environ, à contours un peu vagues : c'est le *germe* ou *cicatricule* (*Ci*).

Cette portion du vitellus est dite *vitellus plastique* ou *de formation* : l'embryon se formera à ses

dépens. Le reste, c'est-à-dire la plus grande partie du jaune, constitue le *vitellus nutritif.*

Sur la coupe d'un œuf durci, faite suivant le grand diamètre et passant par le milieu de la cicatricule, on constate que la cicatricule repose sur une couche superficielle du vitellus qui paraît blanche ; c'est le *vitellus blanc* (*Vb*).

Le *vitellus blanc* se montre sous l'aspect d'une mince couche enveloppant le *vitellus jaune* et passant au-dessous de la cicatricule. La masse de vitellus blanc, qui supporte la cicatricule, envoie, vers le centre du jaune, un prolongement, dont l'extrémité renflée prend le nom de noyau du vitellus blanc ou *noyau de Pander* (*Np*).

Le reste du vitellus nutritif est formé par le *vitellus jaune* (*Vj*) qui est constitué lui-même par des couches disposées en zones concentriques autour du noyau blanc.

Structure. — La MEMBRANE VITELLINE a un aspect vaguement strié ; elle est généralement considérée comme un produit du vitellus. Elle représente la membrane d'enveloppe d'une cellule.

Son contenu, le VITELLUS, est un véritable corps cellulaire. L'examen histologique met un premier point en lumière : c'est la présence d'un corps brillant au milieu de la cicatricule.

Ce corps brillant est le noyau ; on lui donne le nom de VÉSICULE GERMINATIVE (*Vg*). Découvert par Purkinje, en 1826, il offre l'aspect d'une grosse vésicule à mince paroi contenant un liquide clair. La

vésicule germinative est immédiatement placée sous la membrane vitelline. On ne peut y distinguer de *taches germinatives* ou *nucléoles*.

Sur des coupes minces, avec de forts grossissements, le contenu de la vésicule paraît ponctué de granules extrêmement petits.

Le *vitellus jaune* est formé de grosses sphères vitellines (fig. 2, 3), à contenu uniformément granuleux, plongées dans un liquide interposé et déformées par pression réciproque.

Le *vitellus blanc* est constitué par des sphères de petites dimensions (1 et 2). Mais, et c'est là un point important, quand on passe du vitellus jaune au vitellus blanc, on trouve des sphères de volume décroissant et ainsi s'établit une transition des grosses aux petites (3, 2, 1,). Il n'y a pas de ligne de démarcation nette entre les deux vitellus. En outre, si l'on poursuit l'examen vers la cicatricule, en suivant le vitellus blanc, les corpuscules deviennent de plus en plus fins, jusqu'aux granulations extrêmement petites qui constituent le germe. Ici encore pas de transition brusque; aucune ligne nette de séparation entre le vitellus blanc et le germe.

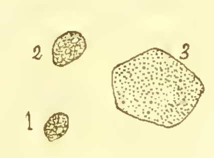


FIG. 2. — ÉLÉMENTS DU VITELLUS.

1, petites sphères du vitellus blanc; — 2, éléments plus volumineux du vitellus blanc; — 3, grosses sphères du vitellus jaune.

Le vitellus est donc une masse relativement uniforme, sans districts indépendants : c'est un corps cellulaire. Or, au début, lorsque l'œuf est encore dans l'ovaire, la vésicule germinative sphérique (noyau)

est située au centre du jaune; elle est pourvue d'une tache germinative apparente (nucléole); par conséquent l'œuf de poule peut être assimilé à une cellule.

Il ne faut pas oublier cependant que la portion la plus élevée du noyau de Pander prendra la part la plus active à la formation de l'embryon. Nous y trouverons le centre de la prolifération cellulaire : la segmentation s'y produira avec son maximum d'intensité. Aussi a-t-on voulu, avec Œllacher, distinguer un *vitellus de segmentation* et un *vitellus de nutrition*. Cette nouvelle distinction n'est pas absolue; la segmentation, comme nous le verrons dans la suite, s'étend au jaune lui-même; mais elle est de moins en moins active à mesure qu'on s'éloigne du germe; elle est nulle en plein vitellus jaune.

Tout le vitellus ne participe donc pas à la segmentation. Celle-ci est localisée en une région désignée sous le nom de *pôle animal;* la portion de l'œuf opposée à ce pôle s'appelle *pôle végétatif.* Les œufs qui présentent cette disposition ne subissent qu'une segmentation partielle et sont dits *œufs méroblastiques* (μερὸς, partie).

Les oiseaux, les poissons, les reptiles, etc., ont des œufs semblables.

2° ŒUF DE MAMMIFÈRE.

Les œufs de mammifères sont assimilables à la cellule encore plus facilement que les œufs d'oiseau; ils offrent dans leur constitution : une *membrane d'enveloppe*, circonscrivant un *contenu protoplasmique*, dans

lequel se trouve un *noyau* renfermant lui-même un ou plusieurs *nucléoles* (fig. 3). Chaque ovule est contenu dans un *follicule de de Graaf*, au milieu d'une épaisse couche de petites cellules, *membrane granuleuse* ou *granulosa* qui double la paroi connective du follicule.

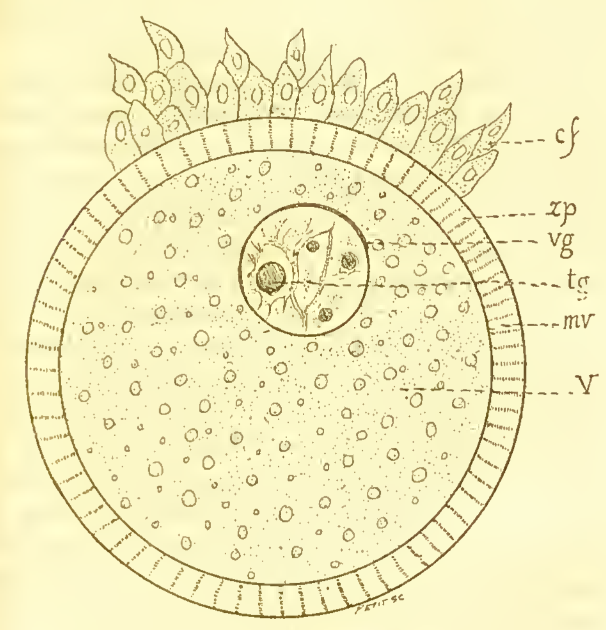


Fig. 3. — Œuf de lapine.

cf, cellules de la granulosa; — *zp*, zone pellucide; — *vg*, vésicule germinative; — *tg*, tache germinative; — *mv*, membrane vitelline; — *V*, vitellus (d'après Waldeyer).

1° La membrane d'enveloppe ou membrane vitelline (*mv*) est souvent doublée extérieurement d'une enve-

loppe plus épaisse : la *zone pellucide* (*zp*) ou *chorion.*

Tandis que la membrane vitelline provient du vitellus, cette dernière zone est un produit des cellules du follicule de de Graaf (*cf*). Elle peut présenter, sur certains œufs, une striation due à la présence de *canalicules* mettant le vitellus en communication avec l'extérieur, et même un *micropyle* destiné à laisser passer le spermatozoïde.

2° Le CONTENU PROTOPLASMIQUE, appelé encore *cytoplasme* dans les cellules, est désigné dans l'ovule sous le nom de VITELLUS (*V*). Nous y distinguerons, comme dans toute cellule, un *réticulum contractile* (*vitellus plastique* de Reichert), un *liquide plasmatique* circulant dans les mailles de ce réticulum et tenant en réserve des matières albuminoïdes, des graisses destinées à la nutrition : c'est le *vitellus nutritif* ou *deutoplasme* d'E. Van Beneden. Ici les deux ordres de vitellus, nutritif et plastique, sont intimement mélangés.

3° Le NOYAU, dans l'œuf, s'appelle la *vésicule germinative* de Purkinje (*vg*). Son volume est en rapport avec celui de l'œuf. Constitué par une membrane d'enveloppe ou *paroi nucléaire*, par un *réticulum de nucléoplasme* (substance chromatique), dont les travées contiennent des granulations appelées *microsomes*, par un *suc nucléaire* (substance achromatique), il renferme un ou plusieurs nucléoles.

4° Le principal de ces *nucléoles* est la TACHE GERMINATIVE OU TACHE DE WAGNER qui l'a découverte en 1836 (*tg*).

Vésicule embryogène de Balbiani. — A côté ou plus ou moins loin de la vésicule germinative,

Balbiani a observé, dans certains œufs, un corps nucléiforme, la *vésicule embryogène*, dont la dimension est de 5 à 8 μ. Cette vésicule proviendrait d'un bourgeonnement des cellules de la *granulosa* qui, déprimant la membrane vitelline, pénètrent dans le vitellus. Elle représenterait un élément mâle primordial, capable de produire dans l'œuf une préfécondation. L'ovule, en effet, peut entrer en segmentation sans avoir été influencé par le spermatozoïde; mais le processus s'arrête bientôt, tandis que chez les animaux se reproduisant par parthénogénèse (arthropodes) la vésicule embryogène produirait une véritable fécondation.

Ces faits, s'ils pouvaient être généralisés, permettraient de considérer l'ovule comme un organisme doué des deux sexualités mâle et femelle.

La description de l'œuf des mammifères s'applique naturellement à l'*ovule humain*. En 1672, Regnier de Graaf découvrit l'ovisac qu'il prit pour l'ovule. Ce fut Von Baër qui distingua l'ovule en 1827.

Celui-ci mesure, en moyenne, 0mm,2; la vésicule germinative 40 à 50 μ, et la tache germinative 5 à 7 μ (Kölliker). Il est clair et transparent, car son vitellus est peu chargé de granules foncés.

Cet ovule ne contient à peu près que du protoplasme actif, c'est-à-dire du vitellus plastique. Le vitellus nutritif, très peu abondant, est uniformément répandu dans la masse vitelline; et, comme il n'y a pas de jaune à proprement parler, ces œufs sont appelés *alécithes* (α privatif, λέκιθος jaune) (Balfour). Toute la masse ovulaire entrera en segmentation; il n'y a ici ni pôle animal ni pôle végétal et,

à cause de ce fait, ces œufs sont encore dits *holoblastiques* (ὅλος, entier).

Ordinairement, la menstruation coïncide avec la déhiscence d'un follicule de de Graaf et par suite avec la chute d'un ovule. L'ovule est recueilli par le pavillon de la trompe. Il peut cependant tomber dans la cavité péritonéale, ce qui explique les grossesses extra-utérines.

Dans les trompes, l'ovule chemine poussé par les ondulations des cils vibratiles et par des mouvements vermiformes de la trompe (Colin, d'Alfort). Il met 8 à 10 jours pour arriver dans la cavité utérine. Il faut au spermatozoïde environ dix heures pour atteindre les trompes et rencontrer l'ovule. Mais, pour que cette rencontre soit féconde, il faut que l'œuf ait présenté les phénomènes de la maturation.

Depuis les travaux de Bischoff et surtout de Coste, on sait que la fécondation ou pénétration du spermatozoïde se fait soit au niveau de l'ovaire ou du pavillon, soit dans le quart supérieur de la trompe. Plus tard, l'œuf n'est plus apte à être fécondé.

II. MATURATION DE L'ŒUF

Avant de décrire les stades de cette transformation, il importe de faire connaître les divers modes de division cellulaire; car les lois de la prolifération cellulaire dominent entièrement le travail de la maturation et même du développement. Quand on suit l'embryon dans son apparition, puis dans son accroissement, on assiste, en effet, à une abon-

dante multiplication de cellules dont on suit les groupements pour constituer des organes.

PROLIFÉRATION DE LA CELLULE. — KARYOKINÈSE

Ce que nous avons dit de la structure de l'ovule des mammifères nous suffit pour comprendre la structure d'une cellule en général.

Comment cet organe élémentaire se multiplie-t-il? Par deux modes : dans le premier, le noyau de la cellule s'étrangle peu à peu, puis c'est le corps cellulaire jusqu'à segmentation complète; telle est la *division directe* qui s'observe sur un nombre restreint de cellules, les leucocytes entre autres.

Dans le second mode, la division d'une cellule est précédée de métamorphoses nucléaires des plus remarquables. Le noyau présente des mouvements; l'on voit apparaître, dans son épaisseur, des figures constituées par des filaments. Ce processus plus compliqué porte le nom de *division indirecte.*

A la division indirecte se rattache la prolifération du plus grand nombre des cellules ; ce procédé de division est aussi désigné par le mot de *karyokinèse* (κάρυον noyau, κίνησις mouvement), à cause des métamorphoses et des mouvements dont le noyau est le siège. Ce mot a été proposé par Schleicher en 1878. Les auteurs qui ont le mieux étudié la karyokinèse sont : Flemming, Strasburger, Pfitzner, Rabl en Allemagne, Guignard, Henneguy en France (1).

(1) Gilis. Prolifération de la cellule par karyokinèse, *thès. d'Agr.* Paris, 1886.

Voici la description du processus karyokinétique dans ce qu'il a de général, toute discussion de détail étant laissée de côté.

La division d'une *cellule mère* en deux *cellules filles* comprend : 1° la *division du noyau;* 2° la *division du corps cellulaire.*

1° DIVISION DU NOYAU

a. **Établissement des pôles.** — Les premiers phénomènes se manifestent dans le protoplasme cellulaire ou *cytoplasme.* On voit apparaître dans celui-ci des radiations qui viennent converger vers deux points opposés du noyau. Ces deux points portent le nom de *pôles* (2, fig. 4).

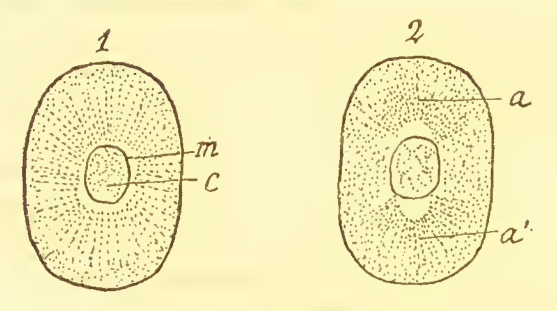


Fig. 4. — Phases de la karyokinèse d'une cellule du germe de la truite (d'après Henneguy).

1, apparition de l'aster ; — *m*, membrane nucléaire ; — *c*, filament nucléen.

2, dédoublement de l'aster ; ses deux parties *a*, *a'*.

b. **Formation du peloton nucléaire.** — Le réseau ou filament protoplasmique du noyau se contracte et se présente sous un aspect très net

de filament continu et pelotonné (fig. 5, 1 et 2).

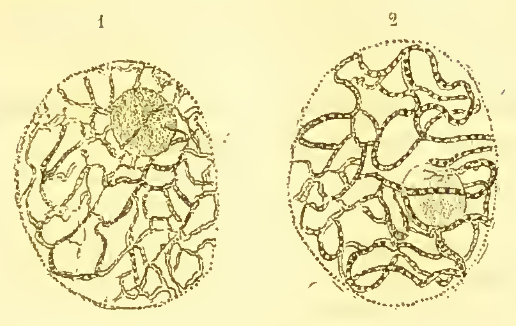


Fig. 5. — Noyaux de *Lilium candidum* en division.

1, noyau du sac embryonnaire à l'état de repos ; — 2, le même noyau pendant la contraction du filament.

c. **Disparition des nucléoles.** — Dès le début du pelotonnement, les nucléoles disparaissent. Les *granulations* ou *microsomes* du filament se fusionnent et augmentent de volume.

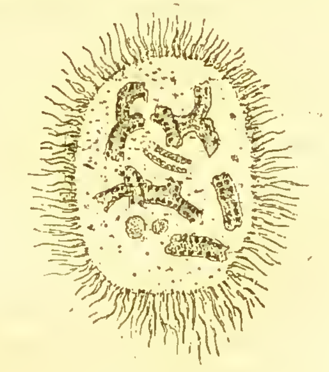


Fig. 6.

Le même noyau après la segmentation transversale ; double rangée de granulations ; rudiments des nucléoles (d'après Guignard, 1885).

d. **Segmentation transversale du filament.** — Ces modifications réalisées, le filament du noyau se fragmente, et, comme les lignes de section sont transversales, il s'ensuit que les fragments ont des formes plus ou moins curvilignes (fig. 6). Le vo-

lume des fragments est variable. Le nombre en paraît constant pour une même espèce de cellules. On voit, sur la figure 6, le volume considérable des granulations.

e. **Dédoublement des granulations. Début de la segmentation longitudinale.** — Après cette fragmentation, chacun des segments augmente d'épaisseur et paraît plus granuleux. Les granulations chromatiques se disposent en deux séries parallèles, peut-être par un dédoublement des granulations auparavant plus volumineuses et disposées en une file unique (fig. 6).

A ce moment, on constate aussi la *disparition de la membrane nucléaire* et *l'invasion de la cavité nucléaire par le protoplasme de la cellule* (fig. 7, 1).

f. **Filaments achromatiques.** — On distingue alors, dans le noyau, des filaments achromatiques formant dans leur ensemble une figure très régulière. Ces filaments pâles, granuleux, forment un fuseau à large ventre (fig. 7). Le ventre correspond à l'équateur du noyau ; les deux extrémités, aux pôles. A chaque pôle, on voit un corpuscule peu réfringent, le *corpuscule polaire*, très développé dans les ovules. Vers les pôles du noyau, convergent aussi les radiations du cytoplasme désignées sous le nom d'*aster*.

Les deux *asters* cytoplasmiques, réunis par la figure achromatique en tonneau du noyau, forment un ensemble appelé *amphiaster* (fig. 7, 2).

Le nombre des filaments achromatiques est égal à celui des segments résultant de la segmentation transversale du filament nucléen.

g. **Plaque nucléaire ou forme en étoile.** — Ces segments viennent se grouper vers l'équateur de la figure achromatique et constituent, par leur réunion, une *plaque* ou *étoile* dont les rayons sont tour-

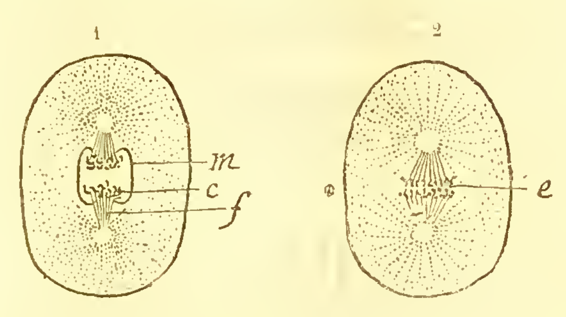


Fig. 7. — Suite de la karyokinèse d'une cellule du germe de la truite.

1, disparition de la membrane nucléaire (*m*) aux pôles, pénétration du cytoplasme dans le noyau ; — *f*, filaments achromatiques ; — *c*, segments du filament nucléen disposés en étoile ;
2, *e*, plaque équatoriale.

nés vers la périphérie (fig. 8, 1). Cette plaque exécute de légers mouvements de contraction et de dilatation.

h. **Segmentation longitudinale.** — Les granulations des segments s'étaient rangées en deux séries parallèles. A ce moment, les segments se fissurent suivant leur longueur et se dédoublent (fig. 8).

i. **Plaque équatoriale.** — Les deux bâtonnets nouveaux provenant d'un même segment primitif se séparent : l'un se porte au-dessus, l'autre au-dessous de l'équateur de la figure; leur point de

courbure est tourné du côté des pôles; les deux

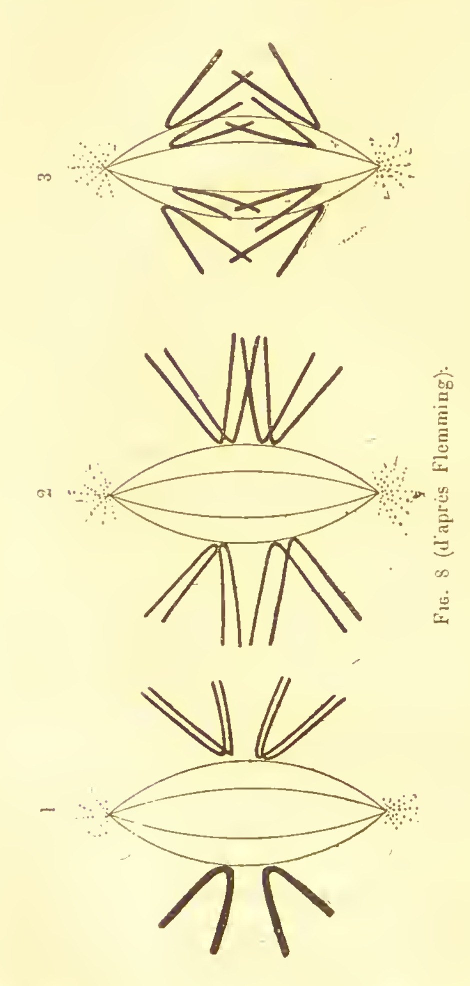


Fig. 8 (d'après Flemming).

1, les segments sont au niveau de l'équateur de la figure achromatique, début de leur segmentation longitudinale; — 2, les segments en V se dédoublent; — 3, les deux bâtonnets de chaque segment s'écartent et se disposent pour former la plaque équatoriale.

branches divergentes sont dirigées vers l'équateur.

La plaque nucléaire s'est donc dédoublée dans son ensemble en deux moitiés qui contiennent, chacune, une portion égale de la substance chromatique du noyau. La ligne de séparation passe par le plan même de l'équateur et la nouvelle figure prend le nom de *plaque équatoriale* (*e*, 2, fig. 7, et 3, fig. 8).

j. **Formation de l'étoile des noyaux filles**. — Dans chaque moitié de la plaque équatoriale, les bâtonnets affectent une disposition semblable à celle

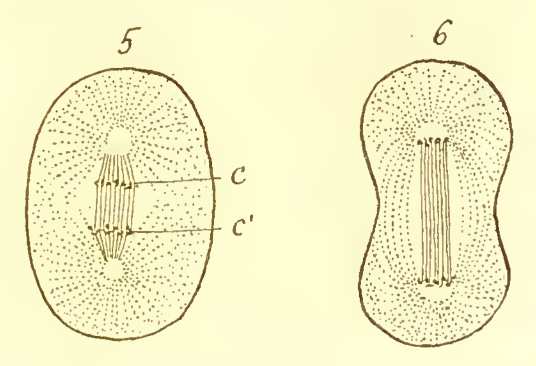


Fig. 9. — Suite de la karyokinèse dans une cellule du germe de la truite.

5, étoile des noyaux filles; les bâtonnets *c*, *c'* gagnent les pôles; — 6, les bâtonnets sont aux pôles, réunis par les filaments connectifs.

qu'offrait la plaque nucléaire ou étoile; ils (*c*,*c'*, fig. 9) se dirigent vers les pôles, les filaments achromatiques leur servant de conducteurs : ce stade est appelé *étoile des noyaux filles* (5, fig. 9).

k. **Formation des noyaux filles**. — Arrivés aux pôles (6, fig. 9), les bâtonnets se fusionnent en un

amas granuleux, puis s'ajoutent bout à bout et reforment un filament qui a d'abord l'aspect d'un *peloton*. Les noyaux filles croissent rapidement et le peloton ne tarde pas à se transformer en réseau. Les nucléoles se montrent, une nouvelle membrane nucléaire apparaît ; le noyau primitif est divisé en deux noyaux filles (fig. 10).

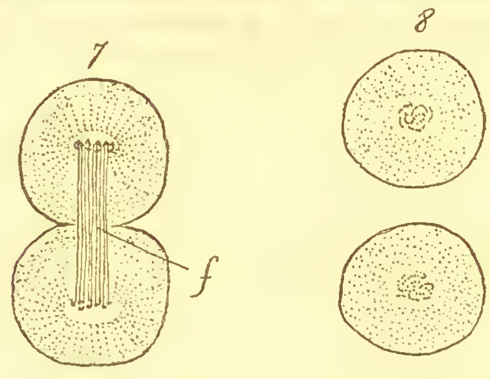


Fig. 10. — Fin de la karyokinèse dans une cellule du germe de la truite.

7, étranglement du corps de la cellule ; — *f*, filaments connectifs ; — 8, les deux cellules filles.

Le résultat définitif ou le but de toutes ces métamorphoses est le remaniement de la substance chromatique du noyau mère et le partage intégral, exact, de cette substance chromatique entre les deux noyaux filles.

2° DIVISION DU CORPS CELLULAIRE.

Les phénomènes que nous venons d'étudier se sont produits dans le noyau. A son tour, le protoplasme cellulaire va se diviser. Cette division peut se faire : 1° par *simple étranglement ;* 2° par la *formation d'une cloison* précédée de l'apparition d'une *plaque cellulaire.*

L'*étranglement* s'observe plus particulièrement dans les cellules animales; le phénomène est fort simple : apparition d'un étranglement équatorial qui se propage insensiblement jusqu'au centre de le cellule (7, fig. 10).

La *plaque cellulaire* se trouve surtout dans les cellules végétales, fréquemment aussi dans les cellules animales. Quand les deux noyaux filles sont arrivés aux pôles, des *filaments* dits *connectifs* (*f*) se substituent aux filaments achromatiques du fuseau et relient les deux nouveaux noyaux. Sur leur trajet et dans la région équatoriale, se montre la plaque cellulaire : c'est un disque granuleux qui précède la formation de la cloison. Cette cloison, dont la constitution varie avec les cellules, est élaborée aux dépens du protoplasme de la plaque cellulaire. La cloison de la cellule formée, les filaments connectifs disparaissent et le protoplasme redevient homogène.

La division du corps cellulaire est un phénomène indépendant et ne suivant pas nécessairement la division du noyau.

FORMATION DES GLOBULES POLAIRES

La maturation est un phénomène hâtif qui se produit peu après la chute de l'œuf; nous savons que la fécondation peut se faire au niveau du pavillon de la trompe, à la surface même de l'ovaire; dans tous les cas, l'ovule est en pleine maturité dans le premier tiers de la trompe de Fallope. Cette région une fois dépassée, il n'est plus apte à être fécondé.

Il n'y a pas bien longtemps encore, la plupart des embryologistes, Remak, Coste, Kölliker, Bischoff, etc., admettaient que la vésicule germinative disparaissait avant la fécondation, se dissolvant dans le vitellus : l'œuf devenait une cellule sans noyau. Le premier noyau de segmentation était un élément de nouvelle formation, naissant spontanément dans le vitellus.

Ceux qui niaient ces faits, comme Jean Müller, Leydig, Gegenbaur, Leuckard n'avaient rien de plus précis à proposer.

En 1875, Bütschli constata que, dans l'œuf d'un ver, le *cucullanus elegans*, la vésicule germinative se transforme, à un moment donné, en un fuseau achromatique semblable à celui que l'on voit dans une cellule en karyokinèse. Il avait remarqué les relations de ce fuseau avec l'apparition de certains globules, dits *globules polaires*, qui avaient été découverts par Carus en 1828 et étudiés avec soin par Ch. Robin. Bütschli ne vit pas bien ce qui se passait ensuite dans l'acte de la fécondation. Mais deux

faits restaient acquis : la substitution d'un fuseau à la vésicule germinative ; les relations de ce fuseau, qu'il appela *fuseau directeur*, avec les globules polaires.

L'émission des globules polaires caractérise la maturation de l'œuf.

Ce processus a été suivi sur les œufs de vertébrés (truite, grenouille, lapin) par Œllacher, Van Bambecke, Van Beneden, Hoffmann, Henneguy ; mais ces observations ne peuvent servir de type descriptif. Il est d'usage classique d'emprunter l'histoire des globules polaires aux travaux si remarquables de Fol, Hertwig, Selenka sur les échinodermes, et, en particulier, à ceux de Fol sur l'*asterias glacialis* (étoile de mer).

Dans l'œuf de l'*asterias glacialis*, quittant l'ovaire, la vésicule germinative occupe une position excentrique. Après un court séjour de l'œuf dans l'eau de mer, cette vésicule se modifie, ses bords deviennent irréguliers (fig. 11, *A*) ; sa membrane se rompt ; ses contours ne sont plus nets et, à sa place, paraît une tache claire, au niveau de laquelle on constate bientôt la présence d'un fuseau avec amphiaster (fig. 11, *B*). Cette formation indique une division nucléaire. Or, le noyau est ici la vésicule germinative elle-même.

L'amphiaster est d'abord parallèle à la surface de l'œuf ; il lui devient ensuite perpendiculaire (fig. 12, I) et l'on voit son extrémité supérieure faire saillie à la surface de l'œuf (II), sous l'aspect d'une petite protubérance qui va s'étrangler, s'isoler, entraî-

nant avec elle la moitié supérieure de la plaque

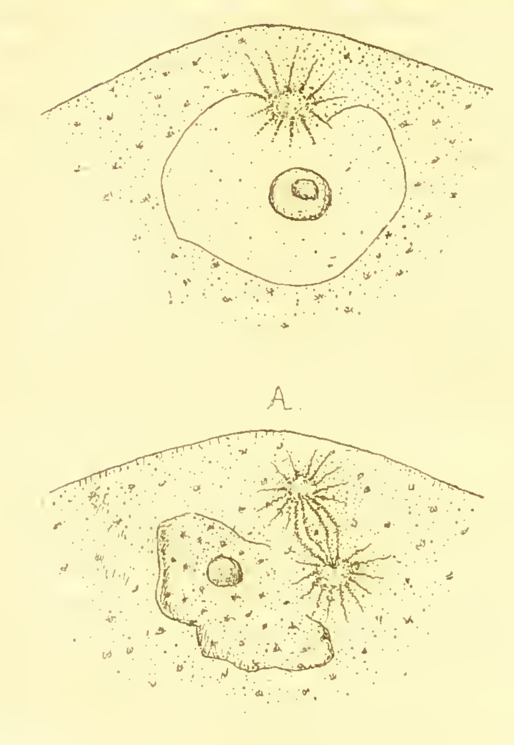


Fig. 11. — Formation des globules polaires; œuf de l'*asterias glacialis* (empruntée à O. Hertwig).

Dans la figure A la vésicule germinative est déformée, sa paroi rompue laisse pénétrer le cytoplasme.

En B, la vésicule germinative est encore plus déformée. A côté de ses restes, on voit un amphiaster.

équatoriale, tandis que l'autre moitié reste dans

l'œuf; ainsi se forme le *premier globule polaire* (III).

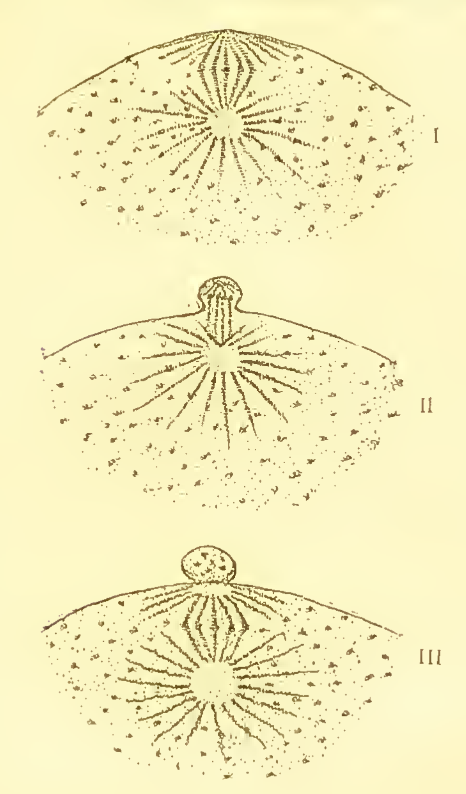


FIG. 12. — FORMATION DES GLOBULES POLAIRES CHEZ L'*asterias glacialis* (empruntée à O. Hertwig).

I. L'amphiaster est perpendiculaire à la surface de l'œuf. — II. Le premier globule polaire fait de plus en plus saillie. — III. Le premier globule est détaché, un second amphiaster est reformé aux dépens de la moitié restante du premier fuseau.

Après un court repos, l'amphiaster se reconstitue,

les mêmes phénomènes se répètent ; un second glo-

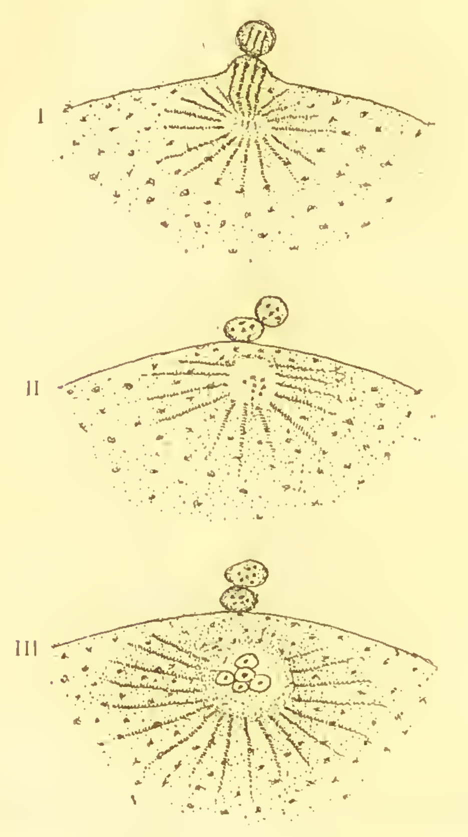


FIG. 13. — SUITE DE LA FORMATION DES GLOBULES POLAIRES (empruntée à O. Hertwig).

I. Un second globule polaire se soulève au-dessous du premier. — II. Le second globule polaire est formé. — III. Les restes de l'amphiaster se transforment en noyau de l'œuf.

bule polaire se forme (I, II, III, fig. 13). Ce qui reste

du second amphiaster se transforme en une vésicule entourée d'un *aster;* celle-ci gagne le centre du vitellus où elle constitue le *pronucleus femelle* (III).

Depuis les travaux de Fol (1877), Van Beneden a fait des observations analogues sur l'œuf de la chauve-souris (1889). Les globules polaires se formeraient, d'après lui, dans l'ovaire d'où l'ovule ne tomberait qu'à l'état de maturité.

Tous ces faits permettent de considérer la formation des globules et la transformation de la vésicule germinative en *noyau* de l'œuf comme un fait général dans la série des animaux. C'est l'acte final de l'accroissement normal de l'œuf. Il est indépendant de la copulation des germes qu'il peut précéder ou suivre. Mais il doit se produire pour que le spermatozoïde puisse féconder l'ovule; il semble que l'ovule a besoin de se débarrasser de certains éléments dont la présence neutraliserait le spermatozoïde.

Balfour a fait remarquer que les globules polaires manquent chez les arthropodes et les rotifères où la parthénogénèse existe normalement. Cette coïncidence donne une certaine force aux idées émises par Sedwig-Minot et A. Sabatier (1). D'après eux, toute cellule serait mâle et femelle; si, à un certain moment, elle a une sexualité caractérisée, c'est qu'un des éléments sexuels a été éliminé. Dans l'œuf, l'élément mâle serait rejeté sous forme de globules polaires et remplacé par le spermatozoïde.

(1) A. Sabatier. Sur la morphologie des éléments sexuels et sur la nature de la sexualité, Montpellier, 1886.

Les globules polaires détachés sont situés entre le vitellus et la membrane vitelline ; ils ne tardent pas à disparaître.

Plus récemment, E. Van Beneden, Carnoy, Zacharias ont poursuivi les études sur la maturation et la fécondation. Pour ces auteurs, malgré les complications de leurs descriptions, le processus général reste, au fond, tel que nous l'avons décrit.

Zacharias a suivi les phénomènes de la maturation sur l'œuf de l'*ascaris megaloecphala.* Le spermatozoïde pénètre dans l'œuf de très bonne heure : la *copulation* des germes est d'abord faite, puis les globules polaires se montrent aux dépens de la vésicule germinative, dont les derniers restes chromatiques prennent le nom de *mitoblaste femelle,* le spermatozoïde formant le *mitoblaste mâle.*

E. Van Beneden a insisté sur la *rétraction du vitellus* qui se produit pendant tous ces phénomènes ; en se rétractant, le vitellus expulse un LIQUIDE PÉRIVITELLIN qui s'accumule entre le vitellus et LA MEMBRANE PÉRIVITELLINE, nouvelle membrane qui double et renforce la membrane vitelline.

La *maturation* de l'œuf serait donc caractérisée par la formation des *globules polaires, la rétraction du vitellus*, l'apparition d'une *membrane périvitelline* et la production du *liquide périvitellin.*

III. FÉCONDATION

La vésicule germinative, par l'expulsion des globules polaires, vient de se débarrasser de certains éléments chromatiques qui représentent peut-être des

éléments mâles. L'ovule n'est pas modifié en apparence ; c'est encore une simple cellule avec un noyau. Mais ce noyau possède maintenant une sexualité bien déterminée, capable d'exercer une vive attrac-

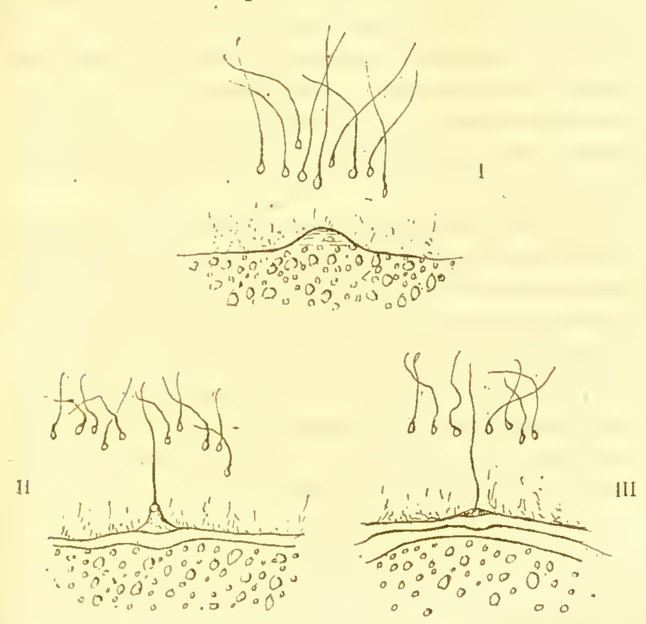


Fig. 14. — La fécondation chez l'*asterias glacialis* (d'après Fol).

Les spermatozoïdes ont pénétré dans la membrane mucilagineuse qui enveloppe l'œuf. — I. Apparition du cône d'attraction. — II. Rencontre de ce cône avec un spermatozoïde. — III. La tête du spermatozoïde a pénétré dans l'œuf. La membrane vitelline s'épaissit.

tion sur le spermatozoïde qui représente lui-même un élément cellulaire : sa tête en est le noyau ; le cytoplasme forme le corps et la queue.

Nous décrirons la fécondation d'après les travaux de Fol sur l'*asterias glacialis*.

Les spermatozoïdes approchent de l'ovule (fig. 14, I). Le vitellus présente aussitôt une saillie, nommée *cône d'attraction*, dans laquelle le spermatozoïde le plus rapproché enfonce sa tête (II). Le cône d'attraction se rétracte aussitôt après et, à sa place, paraît une dépression. La tête du spermatozoïde pénètre dans le vitellus, tandis que le corps reste au dehors (III).

La pénétration d'un spermatozoïde accomplie, la membrane vitelline s'épaissit et les autres éléments spermatiques ne peuvent plus passer. Coste, Van Beneden ont vu de nombreux spermatozoïdes nageant dans le liquide périvitellin.

Il paraît aujourd'hui établi qu'un seul spermatozoïde suffit pour la fécondation. La pénétration de deux ou plusieurs dans le vitellus expliquerait l'apparition de diverses monstruosités et, en particulier, des monstres doubles.

La tête ou noyau du spermatozoïde, engagée dans le vitellus, prend le nom de *pronucleus mâle* ou *mitoblaste mâle* suivant les auteurs (fig. 15 et 16, *Pm*).

Ce nouveau *pronucleus* devient un centre de radiations protoplasmiques ; il s'entoure d'un *aster*. A ce moment, il y a deux éléments dans le vitellus, car nous ne devons pas oublier le *pronucleus* femelle (*Pf*). Ces deux éléments se réunissent et constituent le *premier noyau de segmentation*.

L'ovule n'est pas modifié en apparence; en réa-

lité, par une transformation profonde, il est devenu une cellule susceptible de proliférer.

On s'est demandé si les deux *pronucleus* se juxtaposaient simplement, en conservant leur individualité histologique, ou s'ils se confondaient intimement en formant un noyau nouveau. C'est là une

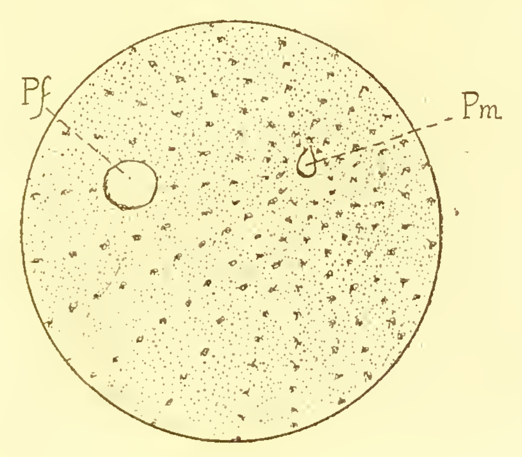


Fig. 15. — Fécondation dans l'œuf de l'oursin (d'après O. Hertwig).

Pf, pronucleus femelle ; — *Pm*, pronucleus mâle éloigné du pronucleus femelle et entouré de radiations protoplasmiques.

subtilité dont la solution ne nous paraît pas avoir grande importance.

En fait, le premier noyau, dont les divisions successives doivent former le blastème embryonnaire, résulte de l'union de deux éléments qui proviennent l'un de l'individu mâle, l'autre de l'individu femelle.

Si l'on se reporte maintenant au processus général de la karyokinèse, le fait si mystérieux de l'hérédité s'éclaire d'un jour tout nouveau.

Hérédité. — Quel est, en effet, le résultat de la karyokinèse? C'est la formation de deux *noyaux filles* aux dépens du premier noyau. Le processus est

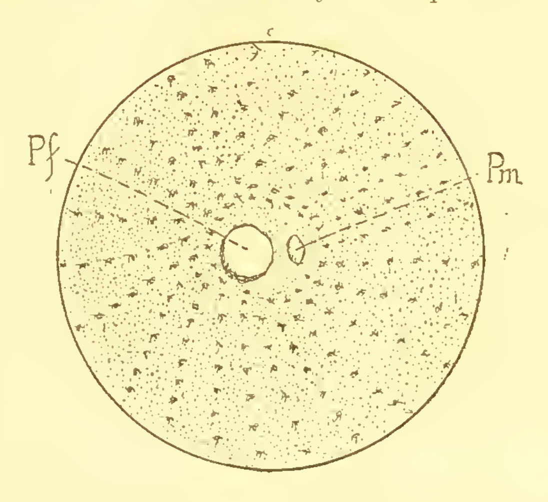


Fig. 16. — Union des deux *pronucleus* dans l'œuf de l'oursin (d'après O. Hertwig).

Les deux pronucleus *Pm*, *Pf* sont juxtaposés et enveloppés par des radiations protoplasmiques.

certainement compliqué; au fond, il revient à ceci : *diviser en deux parties égales la substance chromatique du noyau*. Aussi le point le plus important de la karyokinèse est le stade de la segmentation longitudinale, où l'on voit les bâtonnets, résultant du fractionnement du tube nucléen, se dédoubler longitudinale

ment. Chaque moitié va ensuite former un des noyaux filles.

Dans l'ovule, le premier noyau de segmentation, qui contient la substance chromatique, provient de la femelle et du mâle; cette substance chromatique se divise en deux portions égales, pour former les deux premiers noyaux de segmentation. Et ainsi, toujours, à travers cette série indéfinie de divisions cellulaires, on peut suivre la répartition des deux éléments mâle et femelle entre les cellules. Si bien que, chez l'individu complètement développé, on doit retrouver dans toutes ses cellules, pour si différenciées qu'elles soient, une portion, infinitésimale sans doute, des deux *pronucleus* qui ont constitué le premier noyau de segmentation; il est donc permis de dire que toute cellule est hermaphrodite.

On comprend ainsi que le produit de la fécondation doit hériter de toutes les qualités du procréateur femelle qui ont formé le premier noyau de segmentation.

CHAPITRE II

SEGMENTATION — FORMATION DU BLASTODERME

L'ovule ainsi modifié est un véritable organisme monocellulaire, identique à un *amibe*, susceptible de proliférer par une série de *segmentations* successives.

S'il s'agit d'un œuf méroblastique, la segmentation sera *partielle*.

Elle sera *totale* dans les œufs holoblastiques, par exemple dans les œufs des mammifères.

On distingue aussi une segmentation *égale* et une segmentation *inégale*, suivant que les cellules du blastoderme sont semblables ou différentes entre elles quant au volume.

Dans la segmentation totale, lorsque l'inégalité entre les petits et les gros segments devient extrême, on est en présence d'une forme de transition vers la segmentation partielle qui est caractérisée, en effet, en ce que les très gros segments ne se divisent plus.

Contentons-nous de signaler ces diverses modalités de la segmentation qui, au fond et toujours, re-

viennent à une division de cellules par karyokinèse. Le noyau présente le fuseau caractéristique ; mais, ici, le fuseau prend le nom d'*amphiaster de fractionnement*. Le processus évolue et se répète ensuite indéfiniment comme nous l'avons décrit plus haut.

Cette multiplication cellulaire nous conduira à la formation du *blastoderme*. Mais, avant de décrire l'œuf de mammifère, prenons un sujet d'étude plus simple, l'œuf de l'*amphioxus*. Il nous sera facile d'y suivre les premiers stades du développement et de fixer, en les définissant, des termes fréquemment employés.

I. FORMATION DU BLASTODERME DANS L'ŒUF DE L'AMPHIOXUS

L'*amphioxus* est le plus inférieur des vertébrés; il constitue à lui seul le sous-embranchement des vertébrés *acrâniens*. C'est un petit animal, long de 5 ou 6 centimètres, vivant dans les mers tempérées.

Son ovule est formé par une masse protoplasmique finement granuleuse, enveloppée par une membrane vitelline. Au milieu du protoplasme, se trouve la vésicule germinative.

La segmentation de cet œuf a été particulièrement étudiée par Kowalevski (1877) et Hatschek (1881).

Le premier sillon de segmentation, véritable méridien, passe par le point d'émission des globules polaires. Le second sillon est encore un sillon méridien perpendiculaire au premier; il détermine la division de l'œuf en quatre grosses sphères égales. Le troisième fait passer l'œuf du stade quatre au

stade huit. Mais ce sillon est parallèle à l'équateur, et, comme il est plus rapproché du pôle supérieur que du pôle inférieur, les huit sphères de segmentation qu'il détermine seront inégales en volume.

La segmentation continue et cette inégalité entre les globules se maintient jusqu'à la fin.

Ces globules forment, par leur réunion, une sphère pleine ayant l'aspect d'une mûre, d'où le nom de *corps mûriforme.*

L'œuf est au stade de la *morula;* il va passer à l'état de *blastula.*

Expliquons ces termes.

Hœckel affirme que la phylogénèse est la cause de l'ontogénèse, c'est-à-dire que les différents stades parcourus par l'espèce dans son évolution sont la cause des différents stades que parcourt l'embryon d'un individu de cette espèce.

En vertu de cette connexion étiologique, Hœckel déduit, des formes que revêt passagèrement l'embryon de l'individu, celles qu'eurent jadis ses ancêtres animaux, puisque l'évolution embryologique n'en est qu'une récapitulation.

Or, l'embryon humain passe successivement par des stades bien connus, depuis Hœckel, sous les noms de *cytula, morula, blastula, gastrula.* Le professeur d'Iéna en conclut que l'humanité doit compter, parmi ses ancêtres, la *cystea*, la *morea*, la *blastea*, la *gastrea*, autant de protozoaires reproduisant exactement les formes organiques ou stades que nous venons d'énumérer.

L'ovule est homologue à la *cytula* ou à la monère, organisme monocellulaire. Il passe ensuite au stade de la *morula*, correspondant à un organisme pluricellulaire. Puis il devient *blastula*.

Les globules de segmentation forment d'abord une masse sphérique pleine. Dans le centre de cette masse, afflue un liquide qui repousse les globules à la périphérie, si bien qu'à un moment donné, une sphère creuse, dont les parois sont formées par les globules juxtaposés (fig. 17), succède à la sphère pleine.

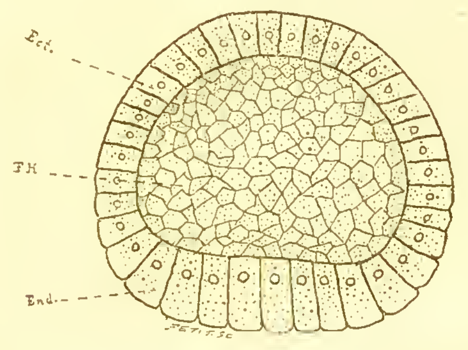


Fig. 17. — Segmentation chez l'amphioxus. — stade de la *blastula*.

Ect, ectoderme ; — *End*, entoderme ; — *FH*, cavité de segmentation (d'après Hatschek).

Mais déjà les globules ont perdu leur forme arrondie pour prendre l'aspect de cellules épithéliales. Or, à partir du stade huit, les globules étaient inégaux, les uns gros, les autres petits. Cette différence s'est maintenue : les deux tiers supérieurs de la sphère creuse ou *blastosphère* sont constitués par des

cellules plus petites, plus claires (*Ect*); le tiers infé-

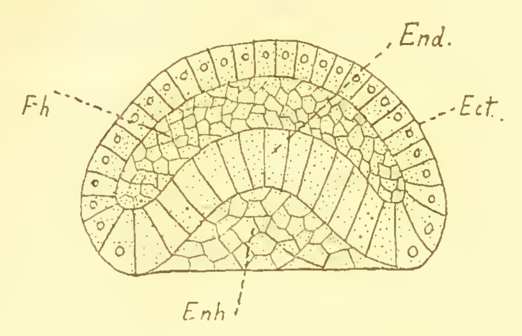


Fig. 18. — Formation de la *gastrula*.

Enh, cavité d'invagination (d'après Hatschek).

rieur, par des cellules grosses, granuleuses (*End*).

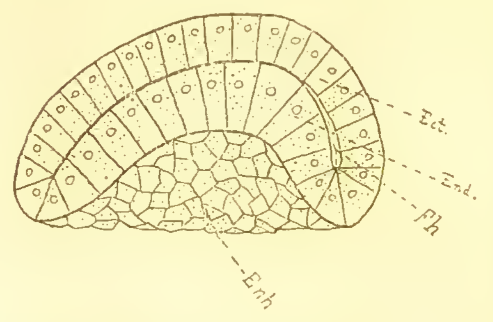


Fig. 19. — Formation de la *gastrula*.

Fh, cavité de segmentation très réduite; — *Enh*, cavité d'invagination s'accentuant (d'après Hatschek).

C'est une sphère creuse à parois épithéliales : c'est une *blastula*.

La cavité de la sphère s'appelle *cavité de segmentation* (*FH*).

Cette cavité s'efface bientôt. Le tiers inférieur de la blastosphère se déprime au pôle inférieur (fig. 18); la couche des grosses cellules granuleuses tend à s'appliquer à la face profonde des deux tiers supérieurs de la sphère formée, comme nous l'avons vu, par des cellules plus petites.

Sur la figure 19, la cavité de segmentation (*Fh*) est réduite à une ligne : les deux couches de cellules sont collées l'une contre l'autre.

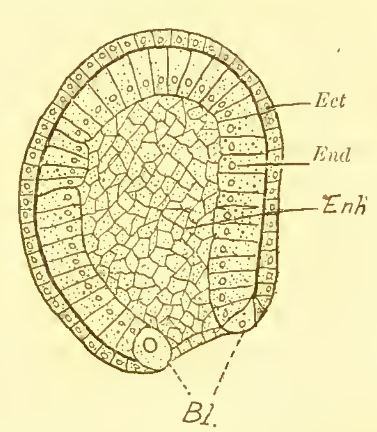


Fig. 20. — *Gastrula* chez l'amphioxus.

Enh, cavité d'invagination ou cavité digestive primitive; — *Bl*, blastopore ou anus de Rusconi; — *Ect*, ectoderme; — *End*, entoderme.

La sphère creuse primitive est transformée en une poche à double feuillet, en un bonnet de coton, si l'on veut. Les bords qui limitent l'ouverture de ce bonnet se rapprochent de plus en plus : l'ouverture diminue ainsi peu à peu ; bientôt elle n'est plus représentée que par un orifice rétréci qui porte le nom de *blastopore* ou d'*anus de Rusconi* (fig. 20, *Bl*).

Le blastopore donne accès dans une nouvelle cavité, bien différente de la première, la *cavité d'inva-*

gination, appelée encore *archenteron*, parce qu'elle est la *cavité digestive primitive* (*Enh*).

La paroi de la cavité est formée par un double feuillet.

Le *feuillet interne* (*End*), en rapport avec la cavité digestive, est spécialement végétatif ; on l'appelle *entoderme* ou *hypoblaste*.

Le *feuillet superficiel* ou *externe* (*Ect*) est désigné sous le nom d'*ectoderme* ou *épiblaste*.

Ces deux feuillets primitifs sont en continuité au niveau du *blastopore* (*Bl*) appelé aussi *bouche gastruléenne*, parce que la forme organique que nous venons de décrire est la *gastrula*. Dans le cas particulier, c'est une *gastrula par invagination*.

Nous pouvons maintenant définir le *blastoderme*. Il faut entendre par ce mot l'ensemble des cellules provenant de la segmentation de l'œuf. Ces cellules se disposent pour former d'abord une sphère creuse dont la paroi n'a qu'une couche de cellules, la *vésicule blastodermique ;* cette vésicule simple se transforme ensuite en vésicule à double paroi. Les lames cellulaires qui forment les parois sont les *feuillets blastodermiques*. Nous en connaissons deux, les deux premiers ; bientôt un troisième se montrera entre eux, et celui-ci, à cause de sa position même, s'appellera *feuillet moyen*, ou *mésoderme* ou *mésoblaste* (fig. 21, *M*). On donne encore aux deux premiers feuillets le nom de *primaires*.

Le mésoderme provient du feuillet interne. Chez l'amphioxus, l'entoderme se déprime en trois culs-de-sac : l'un médian (*Ch*), destiné à former la corde

dorsale ou notocorde, les deux autres latéraux (M et M), qui seront l'origine du mésoderme.

Les deux culs-de-sac pénètrent entre l'ectoderme (*Ec*) et l'entoderme primitif (*En*). Ce dernier a été, pour ainsi dire, refoulé en doigt de gant, et, dans sa portion invaginée, existe un espace qui commu-

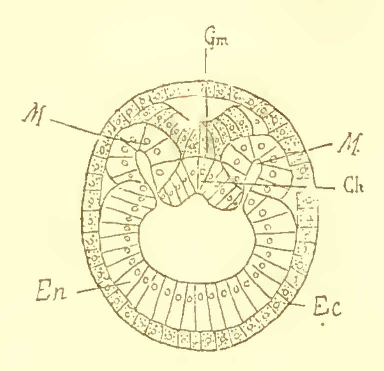


Fig. 21. — Coupe transversale d'un embryon d'amphioxus.

Ec, ectoderme; — *Gm*, gouttière médullaire; — *En*, entoderme; — *Ch*, cul-de-sac médian de l'entoderme formant la corde dorsale; — *M*,*M*, culs-de-sac latéraux, origine du mésoderme.

nique avec la cavité digestive primitive ou cavité gastruléenne. Bientôt cette communication cessera; le feuillet interne redeviendra continu et le nouveau feuillet, ayant perdu la portion qui est allée former le mésoderme, sera l'*entoderme définitif* appelé aussi *feuillet glandulo-intestinal.*

Des deux feuillets du mésoderme, l'un, l'interne, est appliqué contre l'entoderme; il s'appelle *feuillet viscéral* ou *lame fibro-intestinale;* l'autre, l'externe,

s'unit à l'ectoderme et prend le nom de *feuillet pariétal* ou *lame fibro-cutanée.*

Entre ces deux feuillets, persiste une fente qui provient de la cavité gastruléenne : cette fente est le *cœlome* ou *cavité générale du corps* ou encore la *fente pleuro-péritonéale* ; Hertwig l'appelle *entérocœlome* à cause de sa provenance.

THÉORIE DU CŒLOME DE HERTWIG (1).

Hertwig a formulé sa théorie en s'appuyant sur les faits que nous venons de décrire chez l'amphioxus. La cavité générale du corps, provenant d'une invagination de la cavité primitive ou gastruléenne, Hertwig fait de tous les vertébrés des *entérocèles.* Le processus n'est pas aussi net chez la plupart d'entre eux, parce que les deux lames du feuillet moyen, fortement appliquées l'une contre l'autre, ne limitent qu'une cavité virtuelle. Il est, cependant, des animaux chez lesquels il est impossible de montrer que le cœlome ou cavité générale du corps soit un diverticule réel ou virtuel de la cavité intestinale primitive. Hertwig leur réserve le nom de *pseudocèles* parce que, chez eux, le tissu intermédiaire aux deux feuillets primaires ne serait pas un véritable mésoderme mais une substance de soutien spéciale appelée *mésenchyme*, et que le cœlome serait une fausse cavité générale.

Cette théorie a pris une grande place dans la

(1) O. Hertwig, u. R. Hertwig. *Die Cœlomtheorie*, Jena, 1881.

science. Il convenait de l'indiquer ici, sans entrer dans les discussions qu'elle a soulevées.

L'histoire de la cavité générale du corps sera complétée plus tard.

Nous avons ainsi emprunté à l'histoire embryogénique de l'amphioxus les notions utiles qu'elle peut nous fournir. Cette étude préliminaire était nécessaire pour donner une idée nette des formes primordiales de tout être en voie de développement. Nous pouvons étudier maintenant la formation du blastoderme chez l'oiseau.

II. FORMATION DU BLASTODERME DANS L'ŒUF D'OISEAU

Rappelons tout d'abord un point particulier de la structure du vitellus de l'œuf d'oiseau : il n'y a pas de ligne de démarcation nette entre les diverses parties du vitellus; des grosses sphères du jaune, on arrive aux fines granulations du germe par des transitions presque insensibles ; la segmentation elle-même ne peut établir une distinction absolue entre le vitellus plastique et le vitellus de nutrition.

Coste, Œllacher, Kölliker, Gœtte sont les auteurs qui ont particulièrement étudié la segmentation dans l'œuf d'oiseau. En 1884, Mathias Duval a publié, sur la formation du blastoderme dans le même œuf, un important mémoire qui nous servira de guide dans notre description (1).

(1) *Annales des sciences natur.*, *Zoolog.*, t. XVIII, Paris, 1884. Voir, en outre, l'*Atlas d'embryologie* du même auteur, Paris, 1889.

1° SEGMENTATION. CAVITÉ DE SEGMENTATION.

Il s'agit ici d'un œuf méroblastique; la segmenta-

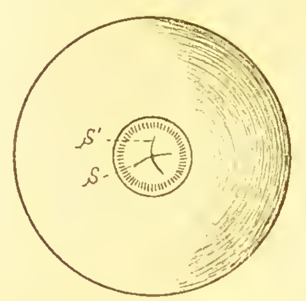


Fig. 22. — Segmentation dans l'œuf de poule.
(Partie inférieure de l'oviducte).

S, 1er sillon de segmentation; — *S'*, 2e sillon de segmentation (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

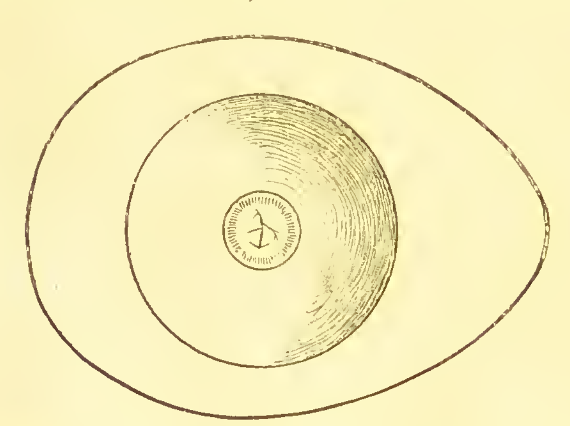


Fig. 23. — Segmentation dans l'œuf de poule.

L'œuf a séjourné dans l'utérus et s'est revêtu d'une coque calcaire. Les sillons de segmentation se sont déjà multipliés dans la partie postérieure de la cicatricule (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

tion est partielle et elle aura son foyer initial et principal dans la cicatricule ou germe. Le centre du germe correspond à l'axe vertical du noyau de Pander.

La segmentation s'accomplit pendant le trajet de l'œuf à travers l'oviducte et durant son séjour dans l'utérus; elle est à peu près terminée au moment de la ponte.

La surface du germe se fissure et le premier sil-

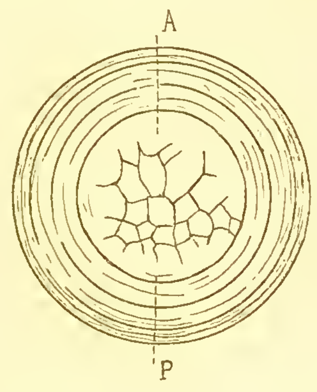


Fig. 24. — Segmentation dans l'œuf de poule. Cicatricule en segmentation avant l'incubation.

A, extrémité antérieure du blastoderme; — *P*, extrémité postérieure (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

lon qui paraît est un sillon médian curviligne (S, fig. 22). Ce premier sillon, *excentrique*, passe en arrière du centre du germe. Sur la figure 23, nous représentons les limites de la coque, pour faciliter l'orientation : un observateur qui regarde un œuf, en mettant le gros bout à sa gauche et le petit à sa droite, a l'embryon devant lui

tête en avant, l'extrémité postérieure se trouvant du côté de l'observateur.

Le premier sillon se montre donc dans la future région postérieure de l'embryon.

Un second sillon (S') tombe perpendiculairement sur le premier, puis la fissuration s'accentue et on arrive à l'état représenté par la figure 24. La seg-

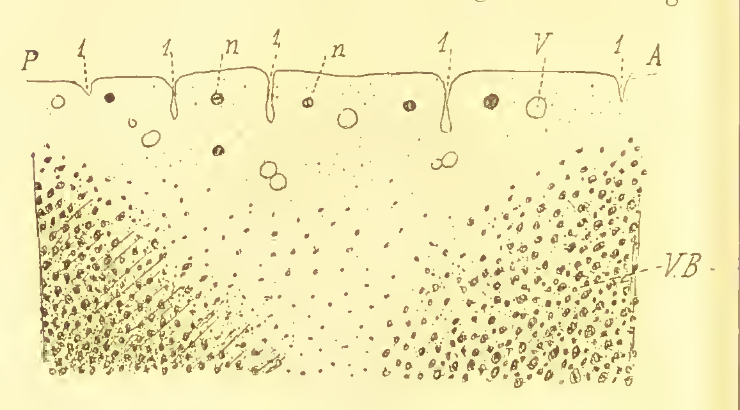


Fig. 25. — Coupe faite suivant la ligne *AP* de la figure précédente.

A, extrémité antérieure du blastoderme; — *P*, son extrémité postérieure; — 1, 1, 1, 1, sillons verticaux divisant le vitellus en segments; — *n*, *n*, noyaux de ces segments; — *V*, vésicules pleines de liquide transparent; — *VB*, vitellus jaune (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

mentation est surtout active dans ce qui deviendra l'extrémité postérieure de l'embryon.

Sur une coupe longitudinale (antéro-postérieure) d'un germe semblable à celui de la figure 24, la cicatricule présente des fissures qui la divisent en segments dont la face profonde est encore confondue avec le vitellus sous-jacent (1, 1, 1, fig. 25). Çà et là

quelques noyaux (n); la vésicule germinative est devenue invisible; assurément nous sommes en présence de phénomènes karyokinétiques, mais on n'a pu encore distinguer les fuseaux.

Les segments seront individualisés par l'apparition de sillons profonds et horizontaux. L'ensemble de ces sillons horizontaux forme, parallèlement à la surface du germe, une fente (fig. 26, *Cs*) qui, dès le

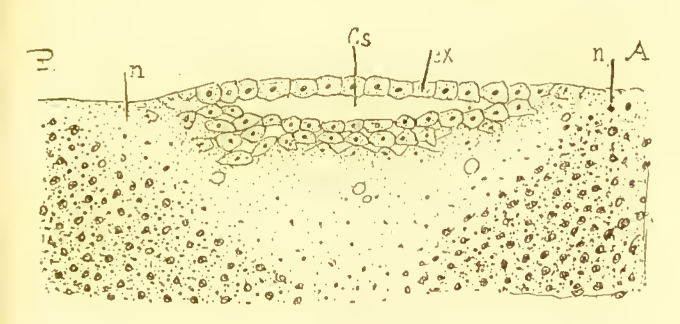


Fig. 26. — Coupe antéro-postérieure du blastoderme d'un oeuf de poule non incubé.

A, extrémité antérieure; — *P*, extrémité postérieure; — *ex*, ectoderme; — *Cs*, cavité de segmentation; — *n*, noyaux libres dans le vitellus (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

début, sépare les premiers segments produits en une couche continue, futur *ectoderme* (*ex*).

Cette fente, appelée *cavité de segmentation*, siège en arrière de l'axe du noyau de Pander; il convient de la rapprocher de la cavité de segmentation de l'amphioxus à laquelle elle est parfaitement homologue (voyez fig. 17, *FH*, page 41).

Sur le plancher de la fente, se dressent des bour-

geons qui s'individualisent autour de noyaux libres semés çà et là et provenant des segmentations précédentes. Le bourgeonnement, ou plutôt la segmentation, entame le vitellus plastique de plus en plus ; mais, à une certaine profondeur, le processus semble s'arrêter et l'ensemble des sillons horizontaux forme alors une nouvelle fente qui limite profondément le blastoderme (fig. 27, *cg*).

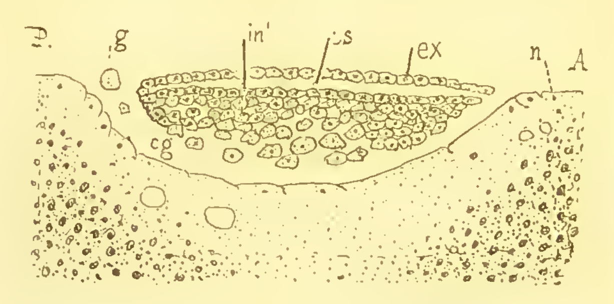


Fig. 27. — Coupe antéro-postérieure d'un œuf de poule non incubé.

ex, ectoderme ; — *cs*, cavité de segmentation ; — *in'*, entoderme primitif ; — *cg*, cavité sous-germinale ; — *g*, globule entodermique (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

Cette fente s'accentuant méritera le nom de *cavité sous-germinale* (*cg*). A mesure que celle-ci se forme, la cavité de segmentation (*cs*) disparaît d'arrière en avant.

2° BOURRELET BLASTODERMIQUE.

L'apparition de la cavité sous-germinale marque la *fin de la segmentation*.

Toute la masse cellulaire, irrégulièrement dis-

posée au-dessous de la première assise de cellules (*ex*), formera l'*entoderme primitif* (*in'*).

Le blastoderme s'étale en surface (fig 28). L'ectoderme (*ex*) s'étend rapidement, par multiplication de ses cellules, en un feuillet continu. L'entoderme (*in'*), dont la prolifération est moins active, ne peut le suivre qu'en dispersant ses éléments cellulaires; aussi s'amincit-il. Le blastoderme, qui avait la forme d'une lentille plan-convexe, se présente comme une lentille plan-concave; à son milieu, les globules entodermiques dissociés nagent dans le liquide albumineux de la cavité sous-germinale.

Fig. 28. — Coupe antéro-postérieure du blastoderme d'un œuf de poule non incubé.
ex, ectoderme; — *in'*, entoderme; — *cg*, cavité sous-germinale; — *bb*, bourrelet blastodermique; — *n*, noyaux; — *V*, vésicules dans le vitellus (d'après Mathias Duval).

En revanche, le bord ou la périphérie du blastoderme offre un épaississement relatif, surtout accentué à la partie postérieure, véritable *bourrelet* que Gœtte et Disse qualifient de *marginal* et que nous appelle-

rons, avec Mathias Duval, *bourrelet blastodermique* (*bb*). Vu en surface, ce bourrelet est circulaire (voy. fig. 31, 32, 33) ; mais, on peut observer, sur sa partie postérieure, une dépression ou *encoche* (*E*, fig. 31) qui est masquée, de bonne heure, par suite de l'extension du blastoderme.

Cette disposition nous permet de comprendre l'aspect du germe sur un œuf fécondé, fraîchement pondu et non incubé, examiné à la lumière réfléchie.

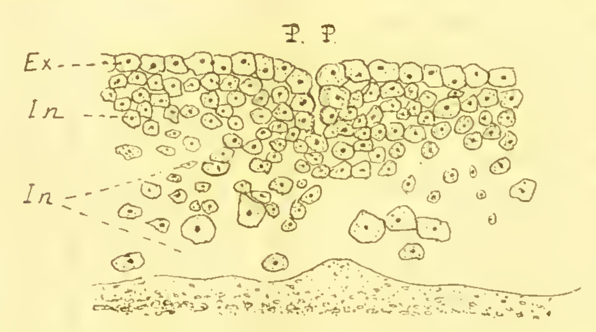


Fig. 29. — Coupe transversale et postérieure d'un blastoderme semblable a celui de la fig. 28.

PP, ligne primitive ; — *Ex*, ectoderme ; — *In*, entoderme (d'après Mathias Duval).

Le blastoderme forme une tache de 3 millimètres de diamètre ; le centre, plus mince, est d'un blanc moins intense que la périphérie; celle-ci, plus épaisse, paraît plus blanche parce qu'elle réfléchit mieux la lumière.

Des coupes du blastoderme, à ce stade, permettent de comprendre la constitution du bourrelet blastodermique. Sur des coupes antéro-postérieures (fig. 28)

on voit, en arrière (*P*), l'ectoderme se réfléchir et former un bord épais en se continuant avec les cellules entodermiques *bb*).

En avant (*A*), on observe la même disposition, mais le bourrelet est plus mince.

Cette continuité des cellules ectodermiques avec les cellules entodermiques doit être soigneusement notée, car elle est la caractéristique même du bourrelet blastodermique.

Sur des coupes transversales, mêmes dispositions, sauf en arrière (fig. 29), où l'*encoche* (fig. 31) se traduit par une inflexion du bourrelet, inflexion dont nous comprendrons la signification en étudiant la ligne primitive.

Fig. 30. — Coupe antéro-postérieure d'un blastoderme d'œuf de poule après cinq heures d'incubation.

ex, ectoderme ; — *in*, entoderme primitif ; — *bba*, région antérieure du bourrelet blastodermique ; — *bbp*, région postérieure du même bourrelet ; — *be*, bourrelet ectodermique ; — *Rv*, rempart vitellin ; — *bev*, bourrelet entodermo-vitellin (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

Tel est le blastoderme d'un œuf fraîchement pondu. Nous allons le soumettre à l'incubation et

suivre les premières modifications qui survien-dront.

3° AIRE TRANSPARENTE.

LIGNE PRIMITIVE.

La cavité sous-germinale augmente de profondeur d'avant en arrière. Ses bords primitivement obliques, puis taillés à pic, prennent le nom de *rempart vitellin* (fig. 30, *Rv*).

La portion de blastoderme, qui est au-dessus de la partie la plus profonde de la cavité, est comme une fine pellicule tendue sur un liquide. Aussi cette portion du blastoderme est-elle d'une transparence qui tranche sur les parties voisines. A mesure que la cavité sous-germinale s'étendra d'avant en arrière, la transparence s'étendra aussi; mais, comme l'étendue transversale de la cavité diminue d'avant en arrière, il s'ensuit que la surface transparente d'abord en forme de croissant puis circulaire, prend enfin la forme d'une poire à grosse extrémité dirigée en avant : c'est là ce que l'on appelle l'*aire transparente* (*AP*, fig. 31, 32, 33).

Or, quand l'aire transparente, ou la cavité sous-germinale, arrive dans la région postérieure du blastoderme, on voit se dessiner, sur la surface translucide, une ligne noire qui est la *ligne primitive* (*Lp*) (12e heure d'incubation).

Mode de formation de la ligne primitive. — Nous avons vu le blastoderme limité, à sa périphérie, par un bourrelet, au niveau duquel l'ecto-

derme se continue avec l'entoderme primitif. Ce

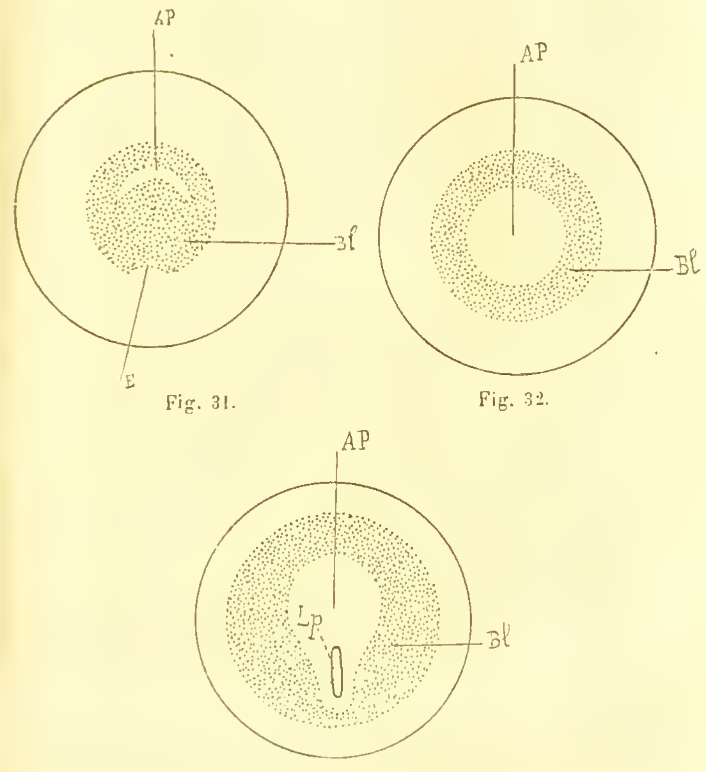


Fig. 31. Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 31, 32 et 33. — Figures schématiques montrant, en surface, l'extension progressive du blastoderme et de l'aire transparente dans l'œuf de poule.

Fig. 31. — *AP*, aire transparente en forme de croissant ; — *Bl*, blastoderme ; — *E*, encoche du bourrelet.
Fig. 32. — *AP*, aire transparente circulaire.
Fig. 33. — *AP*, aire transparente piriforme ; — *Lp*, ligne primitive.

bourrelet est surtout épais en arrière; au milieu de sa partie postérieure, il présente une encoche qui a été déjà signalée (fig. 31 et fig. 34).

Le blastoderme s'étale en surface d'une façon régulière en avant et sur les côtés (fig. 34 et 35). Dans la région postérieure, le point correspondant à l'encoche (E) ne se développe pas; aussi le blastoderme s'étend-il, en arrière, par deux portions laté-



Fig. 34. — Schéma montrant, sous la forme d'un trait noir plus épais en arrière, le bourrelet blastodermique d'un oeuf de poule fraichement pondu.

E, encoche du bourrelet.

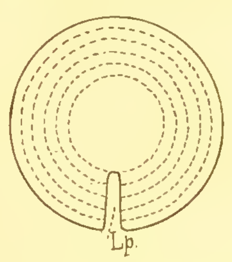


Fig. 35. — Schéma montrant le mode d'extension du bourrelet blastodermique et la formation de la ligne primitive.

Le trait uoir limitant la figure représente le bourrelet blastodermique. Les cireonférenees pointillées indiquent les plaees sueeessivement oeeupées par le bourrelet. *Lp*, ligne primitive (d'après Mathias Duval).

rales, sous forme de deux saillies angulaires. Le côté externe de cet angle est courbe et fait partie du bourrelet blastodermique; les deux bords internes sont rectilignes et juxtaposés sur la ligne médiane, à partir du point médian qui ne s'est pas développé (fig. 35).

Quand on examine la structure de ces bords, sur des coupes transversales, on s'aperçoit que chacun

d'eux est semblable à un bourrelet blastodermique, c'est-à-dire que l'ectoderme (*Ex*) se replie pour se continuer avec l'entoderme (*En*, fig. 36).

Ces deux bords sont ordinairement fusionnés en une suture qui est la ligne primitive; mais, dans ce cas même, on retrouve sur les coupes la disposition du bourrelet blastodermique (*PP* fig. 29, p. 54).

La ligne primitive se développe donc d'avant en arrière à mesure que le blastoderme s'étale; elle devient évidente quand la cavité sous-germinale s'est

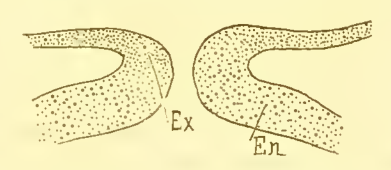


Fig. 36. — Coupe transversale du blastoderme passant par la région postérieure de la ligne primitive.

En, entoderme; — *Ex*, ectoderme.

étendue sous elle. Or, si l'on fait une coupe antéro-postérieure et médiane d'un blastoderme non incubé et présentant l'encoche, point de début de la ligne primitive, on observe les faits suivants (fig. 27 et 28, p. 52 et 53). Le bourrelet blastodermique (*bb*) très net forme l'une des lèvres d'un orifice dont la lèvre opposée est constituée par le plancher oblique de la cavité sous-germinale. De la surface de ce plancher, se détachent de grosses sphères (*g*) qui viennent obturer plus ou moins l'orifice conduisant dans la cavité sous-germinale (*cg*).

Or, la ligne primitive elle-même est formée par

une suture due à la juxtaposition de deux bourrelets ; en écartant les lèvres de la suture, on pénètre dans la cavité sous-germinale; la ligne primitive peut même présenter une fente ou perte de substance qui donne nettement entrée dans la cavité.

Ces dispositions vont nous permettre de comprendre la signification de la ligne primitive et de la cavité sous-germinale.

Signification morphologique de la ligne primitive. — Comme nous l'avons vu chez l'amphioxus, au stade de la gastrula, nous avons, chez le poulet, au stade de la ligne primitive, un orifice à lèvres formées par l'union du feuillet externe et du feuillet interne. N'est-ce point là la formule de structure du blastopore de l'amphioxus? Cet orifice est obstrué par des globules (fig. 27, *g*) qui sont les homologues de la formation bien connue, depuis longtemps, dans l'embryologie des batraciens, sous le nom de *bouchon de Ecker*, bouchon consistant en gros segments vitellins qui s'échappent par l'anus de Rusconi ou blastopore. Enfin, l'orifice donne entrée dans une cavité dont le toit est formé par le feuillet intestinal ou entoderme (*in*).

La ligne primitive est donc l'homologue du blastopore, la cavité sous-germinale l'homologue de la cavité gastruléenne (Mathias Duval, Balfour). En tenant compte de ces homologies, il est permis de dire que le stade de la ligne primitive correspond au stade *gastrula;* mais, au lieu d'une *gastrula* par *invagination*, comme chez l'amphioxus, la *gastrula* se produit ici par *délamination.*

Nous allons assister maintenant à la formation du feuillet moyen, aux dépens de l'*entoderme primitif;* le blastoderme aura ainsi trois feuillets et, dès lors, le feuillet interne prendra le nom d'*entoderme définitif.*

4° FORMATION DU FEUILLET MOYEN.

AIRE OPAQUE. — AIRE VITELLINE.

Le bourrelet blastodermique ne tarde pas à disparaître par la séparation de l'ectoderme et de l'entoderme, séparation qui est réalisée, de la 5e à la 8e heure d'incubation (fig. 30, p. 55).

Le feuillet externe multiplie ses éléments propres et s'étend rapidement sur le jaune; sa limite est marquée par un *bourrelet ectodermique* (*be*, fig. 30); celui-ci, au 4e jour, est à l'équateur de l'œuf; au 6e jour, il revêt le jaune complètement. Ce mode d'enveloppement du vitellus est analogue à la formation de la *gastrula* par *épibolie* que nous trouverons plus loin, à propos du blastoderme de l'œuf des mammifères.

Quant à l'entoderme primitif, il se soude, d'abord en avant, puis, sur les côtés et en arrière, avec le *rempart vitellin* (*Rv*); l'union de ces deux parties prend le nom de *bourrelet entodermo-vitellin* (*bev*, fig. 30). De la 8e à la 12e heure d'incubation, le bourrelet entodermo-vitellin est complètement formé, c'est-à-dire que l'entoderme primitif est soudé avec le rempart vitellin sur toute la périphérie de la cavité sous-germinale.

Dès lors, l'entoderme, qui se développe sur le

jaune, prend le nom d'*entoderme vitellin.* Ce dernier n'est pas une expansion de l'entoderme primitif embryonnaire ; il provient d'éléments nucléés occupant les couches superficielles du jaune, éléments nucléés que nous retrouverons bientôt, à propos du parablaste.

Le *feuillet moyen* est visible, au stade du bourrelet entodermo-vitellin, comment s'est-il formé?

Au début de l'incubation, l'entoderme primitif, dans la région centrale du blastoderme, est formé d'une seule rangée de cellules (*in*, fig. 30, p. 55) disposées bout à bout. Un certain nombre de cellules dépassent, vers le haut, le niveau de cette rangée. Ces dernières prolifèrent activement et l'entoderme primitif est bientôt représenté par une masse cellulaire surtout épaisse, de chaque côté de la ligne primitive (*In*, fig. 29, p. 54). L'entoderme ainsi épaissi subit alors un clivage qui le divise en deux couches inégales : l'une, inférieure, mince est l'*entoderme définitif* qui se soude avec le rempart vitellin ; l'autre, supérieure, plus épaisse, libre par ses bords, adhérente, en haut, avec l'ectoderme, constitue le *feuillet moyen.* Sa formation commence de chaque côté de la ligne primitive ; le clivage se propage de là en dehors et en arrière.

L'historique des théories émises sur l'origine du mésoderme nous entraînerait dans des longueurs inutiles. En somme, l'on admet généralement aujourd'hui qu'il provient de l'entoderme. Kölliker toutefois continue à le faire provenir de l'ectoderme, par une prolifération des cellules ectodermiques le long de la ligne axiale.

Le feuillet moyen s'insinue entre l'ectoderme et l'entoderme; il dépasse l'aire transparente et forme alors l'*aire opaque proprement dite*, qui paraît d'abord en arrière et s'étend de là sur les côtés de l'aire transparente, pour ne se compléter en avant que tardivement (Mathias Duval) (fig. 37 et 38). L'aire

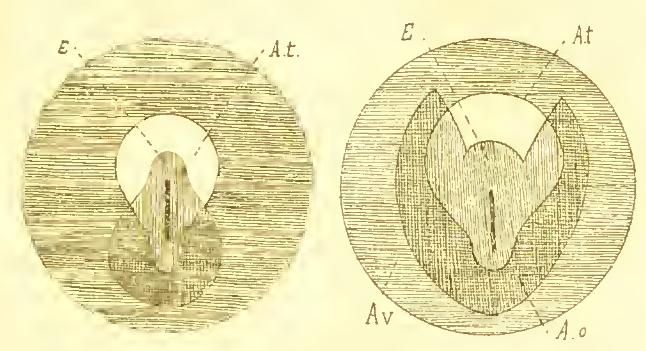


Fig. 37 et 38. — Schémas montrant l'extension de l'aire opaque.

At, aire transparente; — *Ao*, aire opaque; — *Av*, aire vitelliue; — *E*, région où apparaît la corde dorsale (d'après Mathias Duval).

opaque deviendra l'aire vasculaire quand les vaisseaux paraîtront, et, en dehors de celle-ci, nous aurons l'aire vitelline (*Av*).

A l'histoire du mésoderme dans les œufs méroblastiques, se rattachent deux théories encore fort discutées : la théorie du *parablaste* et celle du *mésenchyme*.

THÉORIE DU PARABLASTE (HIS).

THÉORIE DU MÉSENCHYME (HERTWIG).

Disons d'abord comment se forme le *parablaste*, et en quoi il consiste.

Henneguy (1), dans sa thèse sur le développement des poissons osseux, nous fournit des notions claires sur le sujet.

Pendant les premiers stades de la segmentation, lorsque les cellules profondes du germe sont encore volumineuses, la zone vitelline sous-jacente ne subit aucune modification. Mais, bientôt, les cellules du germe sont séparées du vitellus par une fente, première ébauche de la cavité sous-germinale. A ce moment, apparaissent, dans le vitellus qui forme le plancher de la cavité, des noyaux semblables à ceux des cellules de segmentation, rares d'abord, et souvent entourés d'un aster. Ces noyaux se multiplient par karyokinèse et presque tous présentent simultanément les mêmes phases de la division. Enfin, cette masse à noyaux finit par former, au-dessous du germe, une couche continue qui constitue le parablaste.

« *Le parablaste* est donc une couche protoplasmique plurinucléée ayant la forme d'une sorte de cratère à bords très nets dans lequel est enchâssé le germe segmenté » (Henneguy). Le parablaste suit l'extension de l'ectoderme à la surface du jaune qu'il finit par recouvrir entièrement.

(1) *Journal de l'Anat.* 1888.

On admet aujourd'hui que les premiers noyaux parablastiques viennent des noyaux du germe. Ces noyaux deviendront des centres de formation cellulaire.

Quelle est maintenant la *théorie du parablaste* que nous venons de définir?

Les anciens auteurs, avec Remak, donnaient le nom de feuillet moyen à tous les éléments embryonnaires compris entre les deux feuillets primaires. Pour eux, ces éléments avaient naturellement la même origine.

En 1868, His combat cette opinion et avance la *théorie du parablaste*, d'après laquelle le feuillet moyen serait formé de deux zones : l'une, intra-embryonnaire, dite *archiblastique*, dérivant des cellules de l'entoderme primitif; l'autre extra-embryonnaire, périphérique, se mettant en relation avec la première, et dite *parablastique* parce qu'elle provient des cellules du parablaste, par l'intermédiaire de l'entoderme vitellin, qui émane lui-même des noyaux parablastiques propagés dans les couches superficielles du jaune. Dans le cours du développement, le mésoderme parablastique marche de dehors en dedans et pénètre dans le corps de l'embryon, entre les tissus archiblastiques. Il serait l'origine du tissu conjonctif et du sang.

Cette théorie renfermait une part de vérité dont le bénéfice fut perdu pour His, qui s'efforça de prouver, contrairement à la réalité, que le vitellus blanc et le parablaste provenaient, non point de l'ovule, mais des cellules de la *granulosa*.

En 1881, les frères Hertwig, dans leur théorie du cœlome, arrivent à des conclusions analogues à celles de His. Sous le nom de feuillet moyen on doit, d'après eux, désigner deux formations tout à fait différentes, et il y a lieu de distinguer : le *feuillet moyen proprement dit* et le *mésenchymgerme.*

Les deux portions proviennent des cellules germinatives; mais, tandis que le feuillet moyen proprement dit est dû à une invagination de l'entoderme primitif et que ses cellules sont rangées comme les cellules d'un épithélium, le mésenchyme, ou mésoderme extra-embryonnaire, est formé par des cellules qui sont, pour ainsi dire, sécrétées par des bandes épithéliales représentant cette portion du feuillet interne que nous avons appelée *entoderme vitellin*, parce qu'elle se forme sur le jaune aux dépens des noyaux vitellins ou du parablaste.

Ces cellules, répandues entre les deux feuillets épithéliaux, ectoderme et entoderme vitellins, s'organisent là en un tissu lâche formé par des éléments étoilés, anastomosés en réseau cellulaire : c'est le *mésenchyme*, aux dépens duquel le tissu conjonctif et le sang se développeront.

Ainsi le tissu conjonctif et le sang apparaissent en dehors de l'embryon; le mésenchyme pénètre ensuite entre les feuillets de l'embryon qui, ainsi que l'a dit Kollmann, est d'abord « central et sans sang ».

Telle est la théorie du mésenchyme. On saisit ses rapports avec celle du parablaste : la portion parablastique du mésoderme de His correspond au mésenchyme de Hertwig.

Kölliker, resté fidèle aux anciennes interprétations, repousse la double origine du feuillet moyen. Cependant cette théorie est admise avec des variations de détails et de dénominations surtout, par Kuppfer, Disse, Waldeyer, Kollmann, Rückert... etc.

III. FORMATION DU BLASTODERME DANS L'ŒUF DE MAMMIFÈRE

Les travaux de Coste et de Bischoff avaient déjà fourni d'importantes notions sur le développement de l'œuf des manmifères. Mais, dans ces derniers temps seulement, on a pu en donner une description à peu près complète, grâce aux recherches de Van Beneden (1880-1884), de Lieberkühn, de Hensen, de Rauber, etc. Nous prendrons pour type l'œuf du lapin, bien étudié par Van Beneden.

L'ovule est fécondé dans le tiers supérieur de la trompe de Fallope; il met trois jours environ pour arriver dans l'utérus. Quand il y arrive, la segmentation est terminée.

1° SEGMENTATION.

Cette segmentation est inégale, comme l'avait observé Coste, en 1849. Des deux premières sphères, l'une, plus grosse et plus transparente que l'autre, est la *sphère épiblastique* destinée à donner naissance aux cellules ectodermiques; l'autre, plus petite, plus granuleuse, est dite *hypoblastique*.

Chacune des sphères se divise en deux; on passe au stade quatre, puis au stade huit. Les sphères épiblastiques se divisent ensuite chacune en deux, si

bien qu'au stade 12, on a huit sphères épiblastiques et quatre hypoblastiques.

Dès lors, les sphères épiblastiques (*Ep*, fig. 39) se divisent plus rapidement; aussi deviennent-elles plus petites; mais ce développement plus rapide leur permet de s'étendre autour des sphères hypoblastiques (*Hy*), de les envelopper par un mode dit *épibolie*, en ne les laissant à découvert qu'en un seul point (*Bp*) que Van Beneden appelle le *blastopore*. Les

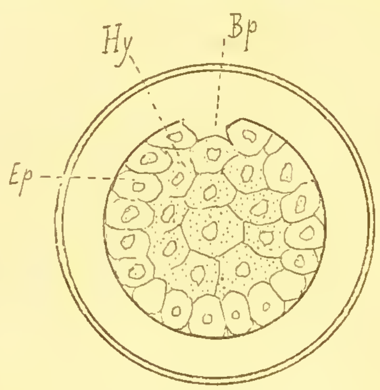


Fig. 39. — Coupe optique d'un oeuf de lapin, peu après la segmentation (d'après Van Beneden).

Ep, épiblaste ; — *Hy*, hypoblaste ; — *Bp*, blastopore de Van Beneden.

cellules hypoblastiques faisant saillie par cet orifice correspondent au bouchon de Ecker des batraciens.

Van Beneden donne à la forme organique ainsi réalisée le nom de *metagastrula*, croyant trouver là une forme homologue à la *gastrula* de l'amphioxus : ici la *gastrula*, au lieu d'être produite par invagination, le serait par *épibolie*.

L'interprétation de Van Beneden, pour ce stade, est contestable, comme la suite le démontrera.

A ce moment la segmentation est finie.

2° VÉSICULE BLASTODERMIQUE.

Les cellules épiblastiques ne tardent pas à s'étendre au-dessus du blastopore en formant une couche continue (fig. 40).

Alors une fente se produit entre l'ectoderme et les

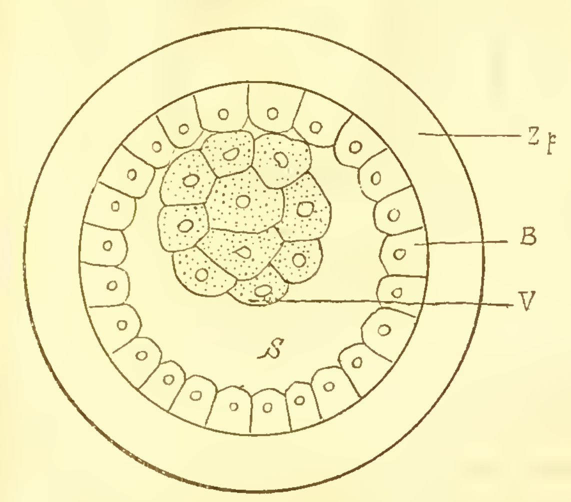


FIG. 40. — ŒUF DE LAPIN A LA SOIXANTE-DIXIÈME HEURE.

Zp, zone pellucide; — *B*, épiblaste; — *V*, résidu vitellin ou hypoblaste primaire; — *S*, cavité de segmentation (d'après Van Beneden).

globes inclus qui sont entodermiques. Cette fente (S) s'agrandit, devient bientôt une cavité qui sépare les

deux feuillets primitifs, sauf en une région voisine du point où était le blastopore de van Beneden.

La cavité augmentant encore nous donne une *vésicule blastodermique* (fig. 41) dont la paroi est constituée par une seule rangée de cellules épiblastiques

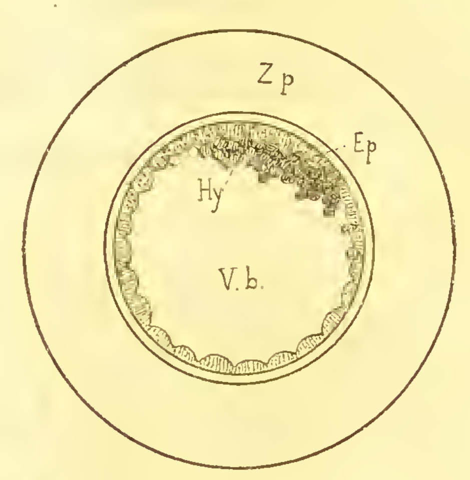


Fig. 41. — Œuf de lapin de soixante-dix a quatre-vingt-dix heures après la fécondation.

Zp, zone pellucide; — *Ep*, épiblaste; — *Hy*, résidu vitellin ou hypoblaste primitif; — *Vb*, cavité de la vésicule blastodermique (d'après Van Beneden).

aplaties (*Ep*). Sur la face interne de cette paroi, et toujours dans le voisinage de l'ancien blastopore, se trouvent accolées les cellules hypoblastiques qui prennent le nom de *résidu vitellin* (*V*, fig. 40. *Hy*, fig. 41).

Or, en considérant cette vésicule, sans tenir compte du stade antérieur décrit par Van Beneden, on est tenté de la regarder comme une *blastula*.

C'est même ainsi qu'il faudrait interpréter ce stade d'après les derniers travaux. En effet, Lieberkühn a décrit, dans l'œuf de la taupe, au même stade, une fente dans la masse même du résidu vitellin, fente tout à fait homologue à la cavité de segmentation du blastoderme d'oiseau. La cavité de la vésicule (*Vb*) est donc assimilable à la cavité sous-germinale.

D'autre part, Balfour, Hertwig, examinant l'ovule de mammifère, par rapport à la série des ovules de vertébrés, ont conclu que les œufs des mammifères ont pour ancêtres des œufs riches en vitellus. Ce vitellus aurait disparu, quand les conditions de nutrition de l'embryon auraient été changées par la fixation de l'embryon dans l'utérus et la formation d'un placenta. Dès lors, la cavité de la vésicule blastodermique a la signification d'un sac vitellin vide de jaune et l'œuf de mammifère, à ce stade de *blastula*, serait assimilable à l'œuf d'oiseau au stade de la cavité de segmentation.

Si la vésicule blastodermique correspond à la *blastula*, le stade antérieur, dit *metagastrula* par Van Beneden, ne peut être une *gastrula*, cette dernière venant toujours après la *blastula*. Qu'on se rappelle maintenant le mode de formation de la ligne primitive chez le poulet. Il a été établi que cette ligne est l'homologue du blastopore, et nous l'avons vue quelquefois béante, permettant ainsi de passer dans la cavité sous-germinale ou gastruléenne ; c'est donc cette ligne qui caractérise le stade gastrula, pour quelque caché qu'il soit. Or, la ligne primitive appa-

raîtra bientôt chez le lapin (fig. 42) et ainsi sera rétablie la filiation régulière des formes organiques élémentaires (1).

3° FORMATION DES FEUILLETS BLASTODERMIQUES.

Vers le quatrième jour, le résidu vitellin (fig. 41) se dessine, sur la surface extérieure de la vésicule, comme une tache opaque à peu près circulaire : c'est la *tache* ou l'*aire* embryonnaire.

La vésicule continue à grandir. Le *résidu vitellin* se modifie en même temps; il s'aplatit et s'étale; la partie centrale reste toujours plus épaisse (*aire embryonnaire*), tandis que la périphérie s'étend sous l'épiblaste.

Au cinquième jour, le segment de la vésicule opposé à la tache embryonnaire n'a encore pour paroi qu'une assise de cellules, *région monodermique*. A partir de l'équateur de l'œuf ou un peu au-dessous, la couche épiblastique est doublée par l'hypoblaste, *région didermique*. Enfin au niveau de la tache, en

(1) La théorie que nous venons d'exposer est adoptée par l'immense majorité des auteurs classiques. Elle n'est cependant pas à l'abri de nombreuses objections. Nous avons notamment entendu Mathias Duval, dans ses leçons de cette année à l'École d'anthropologie, faire remarquer que la vésicule blastodermique du mammifère (fig. 41) est bien un sac vitellin, c'est-à-dire une cavité circonscrite par des cellules blastodermiques et renfermant le vitellus ou son équivalent; mais, par cela même, cette vésicule n'est pas une *blastula*, car la cavité de la *blastula* est la cavité de segmentation (Voy. *Segmentation de l'amphioxus*, page 41).

allant de l'extérieur vers la cavité, on trouve : l'épiblaste faisant partie de la paroi de la vésicule; au-dessous, une couche irrégulière de cellules, surtout nette dans la partie postérieure de l'aire, c'est le feuillet moyen; au-dessous, une rangée cellulaire formant l'hypoblaste, *région tridermique.*

Van Beneden, à qui est due cette description, admettait ainsi que le feuillet moyen apparaissait avant la ligne primitive, ce qui était contraire à lagénéralité des faits. Aussi son opinion a-t-elle été repoussée par Kölliker, Hensen, Balbiani, Rauber. Ce dernier, sur des coupes de la tache embryonnaire, a distingué trois couches : 1° une couche externe à cellules aplaties, représentant la paroi vésiculaire passant au-dessus du résidu vitellin et désignée sous le nom d'*ectoderme primitif* ou *couche recouvrante de Rauber ;* 2° et 3° deux couches, une moyenne, à cellules épaisses et hautes, l'autre profonde, à cellules larges et aplaties, toutes deux formées par le résidu vitellin étalé.

La couche de Rauber est une couche qui disparaîtra dans toute l'étendue de la tache embryonnaire.

La couche interne à cellules plates et minces formera l'entoderme primitif.

La couche intermédiaire formera l'*ectoderme définitif.* Ce stade tridermique hâtif est donc transitoire; la tache embryonnaire devient didermique pour redevenir tridermique quand se montrera le feuillet moyen.

4° LIGNE PRIMITIVE.

L'aire embryonnaire, d'abord circulaire, devient

ovalaire ; puis, elle prend l'aspect piriforme, au début du septième jour ; à son extrémité postérieure et rétrécie apparaît la *ligne primitive* (*Pr*, fig. 42).

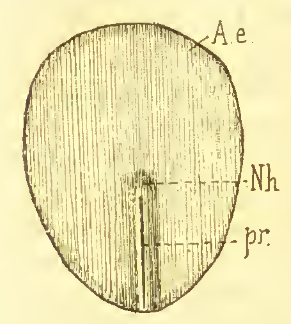


Fig. 42. — Aire embryonnaire de lapin au huitième jour.

Ae, aire embryonnaire ; — *pr*, ligne primitive ; — *Nh*, nœud de Hensen (d'après Kölliker).

Cette apparition est précédée par la formation d'une tache claire se montrant vers le milieu du blastoderme ; c'est le *nœud de Hensen* (*Nh*) qui correspond à l'extrémité antérieure de la ligne primitive.

La ligne primitive se creuse d'un sillon qui est la *gouttière primitive.*

Si l'on fait deux coupes transversales de l'aire embryonnaire, l'une en avant du nœud de Hensen, l'autre passant par la ligne primitive ; dans le premier cas, le blastoderme est constitué par deux feuillets juxtaposés (fig. 43) ; dans le second, les deux feuillets primaires sont confondus au niveau de la ligne primitive (fig. 44). Si l'on rapproche cette figure de la fig. 29 (p. 54) représentant la ligne primitive chez le poulet, on remarque une grande ressemblance entre les deux : ici encore on peut considérer la ligne primitive comme constituée par les lèvres accolées d'un orifice virtuel qui représente tout ou partie d'un blastopore.

Le stade gastrula correspondrait donc à la présence de la ligne primitive : la cavité gastruléenne

serait toute la cavité de la vésicule blastodermique; toutefois, cette dernière homologie ne peut être déterminée d'une façon précise.

Le *feuillet moyen* se montre, de chaque côté de la ligne primitive, sur les parties postérieures et latérales de la tache embryonnaire. Il déborde bientôt

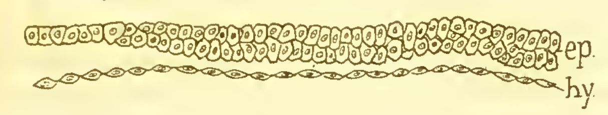


Fig. 43.

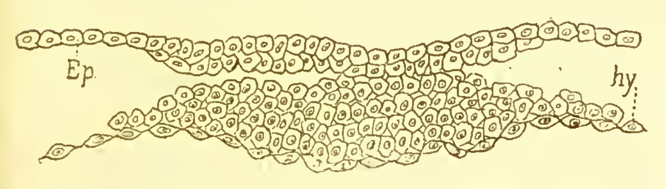


Fig. 44.

Coupes transversales de l'aire embryonnaire d'un lapin de 7 jours.

Fig. 43. — Coupe passant par la partie antérieure de l'aire embryonnaire.

Fig. 44. — Coupe passant par la partie postérieure de la ligne primitive. — *Ep*, épiblaste; — *Hy*, hypoblaste (d'après Balfour).

la tache et s'étend entre le feuillet externe et le feuillet interne, pour constituer l'*aire vasculaire* ou *aire opaque*. Le feuillet moyen embryonnaire se développe ensuite en avant du nœud de Hensen, de chaque côté de la ligne médiane.

D'après les travaux de Hensen et de Heape, la portion extra-embryonnaire du mésoblaste apparaît indépendamment du mésoblaste axial, comme chez les oiseaux. Quant au mésoblaste central ou axial,

Kölliker le fait toujours provenir de l'ectoderme, tandis que la majorité des auteurs admet son origine hypoblastique.

Chez l homme, les phénomènes de la première semaine de la vie embryonnaire sont totalement inconnus. On peut supposer qu'ils ne s'écartent pas notablement des faits décrits chez le lapin.

Pour fixer les idées, disons seulement que le développement embryogénique des douze premières heures chez le poulet correspond au développement des six premiers jours du lapin, au développement des deux premières semaines de l'embryon humain.

DÉRIVÉS ORGANIQUES DES TROIS FEUILLETS BLASTODERMIQUES.

Les trois feuillets, dont nous venons d'étudier l'origine, forment tous les organes du corps humain.

Le *feuillet externe* donnera naissance : à l'épiderme cutané et à ses organes annexes (glandes, poils), à tout le système nerveux central et périphérique. Il entre pour une part importante dans la constitution des organes des sens.

Du *feuillet interne* viennent : l'épithélium du tube digestif et de ses glandes annexes, l'épithélium de l'appareil respiratoire.

Le *feuillet moyen* formera toutes les autres parties du corps : tissu conjonctif et sang, os, muscles, vaisseaux.... etc.

CHAPITRE III

ÉBAUCHE DE L'EMBRYON

Tels sont les premiers stades du développement chez l'amphioxus, le poulet, le lapin. L'amphioxus et le poulet n'ont été étudiés que pour nous fournir des notions simples sur des sujets compliqués. Nous ne décrirons donc pas le développement chronologique de l'un ni de l'autre, et nous ne suivrons le développement du lapin que pour les premiers stades. L'embryon humain est, en effet, notre principal objectif. S'il en a été à peine fait mention jusqu'ici c'est que les premiers stades de son développement sont inconnus et qu'on peut les considérer comme identiques à ceux des mammifères.

Chez le lapin, la ligne primitive paraît au 7e jour ; à ce moment, la vésicule blastodermique est une double vésicule épithéliale ; l'entoderme qui, au 5e jour, arrivait à l'équateur de la vésicule, en tapisse toute la face interne au septième jour.

Voyons maintenant comment se forment les premiers organes embryonnaires aux dépens des feuillets blastodermiques.

I. FEUILLET EXTERNE

GOUTTIÈRE MÉDULLAIRE.

Du 7e au 8e jour, se montre, en avant du nœud de Hensen et de la ligne primitive, une gouttière (*gm*, fig. 45) qui commence à la partie antérieure de la tache embryonnaire et qui s'élargit, en arrière,

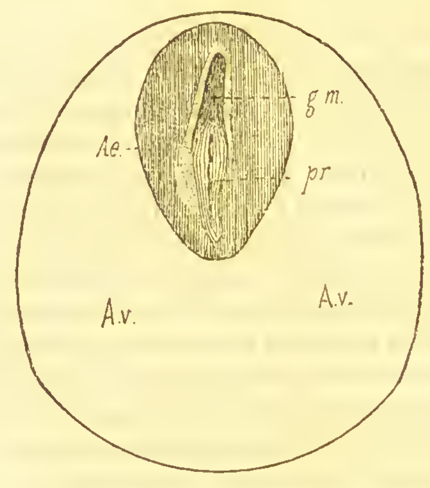


Fig. 45. — Aire embryonnaire d'un embryon de lapin de sept jours.

pr, ligne primitive; — *gm*, gouttière médullaire; — *Ae*, aire embryonnaire; — *Av*, place de la future aire vasculaire (d'après Kölliker).

pour comprendre, dans l'écartement de ses bords, l'extrémité antérieure de la ligne primitive.

Cette gouttière, due à une dépression de l'ectoderme, est la *gouttière médullaire*, origine du système nerveux central.

Sur la ligne médiane, l'ectoderme présente un épaississement notable qui prend le nom de *plaque médullaire* (fig. 46). Cette plaque médullaire se divise en deux parties latérales, les *lames médullaires* (*Lm*). Celles-ci se soulèvent et marchent l'une vers l'autre. Leur point d'union avec le reste

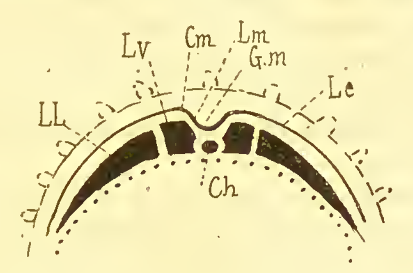


Fig. 46. — Coupe schématique transversale d'un blastoderme a la fin de la première semaine.

Gm, gouttière médullaire; — *Lm*, lame médullaire; — *Cm*, crête médullaire; — *Le*, lame épidermique; — *Ch*, notocorde; — *Lv*, lame vertébrale; — *LL*, lame latérale.

de l'épiderme forme, de chaque côté, une saillie dite *crête dorsale* ou *médullaire* (*Cm*). Les deux crêtes dorsales finissent par se rencontrer et la gouttière est remplacée par un *tube*, qui sera l'axe nerveux central. La soudure des bords de la gouttière se fait de l'extrémité céphalique vers l'extrémité caudale. La portion de l'ectoderme, qui se trouve en dehors des crêtes dorsales, forme la *lame épidermique* ou *lame cornée* (*Le*). Les deux lames épidermiques passent bientôt sur le tube médullaire et se mettent en continuité (*Ec*, fig. 51, p. 86).

II. FEUILLET INTERNE

1° CORDE DORSALE OU NOTOCORDE.

Dès le 9e jour, on voit se délimiter, au-dessous et tout le long de la gouttière médullaire, un cordon cellulaire, placé immédiatement au-dessus du feuillet interne (*ch*, fig. 46, *Cd*, fig. 48) : c'est la *corde dorsale* ou *notocorde*.

Kölliker la considère comme une portion isolée du mésoderme.

La plupart des auteurs la font provenir de l'entoderme. Reportons-nous au développement de l'amphioxus. A un moment donné, l'entoderme primitif fournit trois culs-de-sac : un médian, deux latéraux (voyez fig. 21, p. 45). Nous avons déjà dit que les deux culs-de-sac latéraux formaient le mésoderme. Le cul-de-sac médian forme la notocorde. C'est d'abord une gouttière à concavité tournée vers la cavité intestinale et dont la courbure s'accentue rapidement jusqu'à occlusion et transformation en un cordon cellulaire plein. Celui-ci s'isole ensuite de l'entoderme primitif dont la continuité se rétablit pour constituer l'entoderme définitif, après la production des deux culs-de-sac latéraux mésodermiques. Ce processus, que Kowalevsky a parfaitement décrit chez l'amphioxus, Lieberkühn et Heape l'ont retrouvé chez les mammifères; Kollmann a constaté, tout récemment, sur un embryon humain de 14 à 16 jours, la formation

de la corde dorsale aux dépens de l'entoderme (1).

La notocorde s'étend du milieu des vésicules cérébrales jusqu'à l'extrémité caudale de l'embryon.

2° CANAL NEURENTÉRIQUE.

La formation de ce canal est fort simple chez l'*amphioxus*. La larve gastruléenne a d'abord la forme d'un ballon ouvert à sa partie inférieure (*B*, 1, fig. 47) ; ce ballon se couche sur un côté en s'aplatissant, si bien que le blastopore est porté en

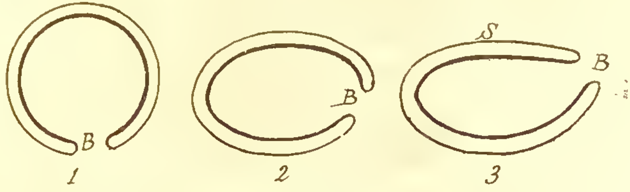


Fig. 47. — Transformations de la larve de l'amphioxus (schéma).
B, blastopore ; — *S*, face supérieure ou dorsale.

arrière (*B*, 2) ; ce mouvement continuant, la bouche gastruléenne finit par se trouver à l'extrémité postérieure et à la face dorsale du corps (*B*, 3). Or, c'est sur la face dorsale (S) que se forme la gouttière médullaire d'avant en arrière (*Gm*, fig. 21, p. 45) ; il est donc facile de comprendre qu'en arrière, la gouttière, communiquera avec la cavité intestinale primitive par le blastopore. Le *système nerveux* central s'ouvre ainsi dans la cavité digestive et le canal, qui unit ces deux systèmes, est le *canal neurentérique* (C*n*, fig. 48).

(1) Kollmann, *Anatomischer anzeiger*, Jena, 1890.

Kowalevsky, le premier, a bien observé cette formation chez l'amphioxus.

Gasser (1879) a découvert, chez les oiseaux, une disposition analogue, dont il était d'ailleurs facile de supposer l'existence. La ligne primitive, en effet, homologue au blastopore, donne accès dans la cavité sous-germinale qui est homologue à la cavité digestive primitive. D'autre part, la ligne primitive, par son extrémité antérieure, est en rapport avec l'extrémité postérieure de la gouttière médullaire. L'existence d'une communication entre l'axe nerveux central et la cavité digestive primitive ou, autrement dit, l'existence du *canal neurentérique* se comprend donc sans peine. Sur la coupe schématique empruntée à Balfour (fig. 48), il est aisé de se

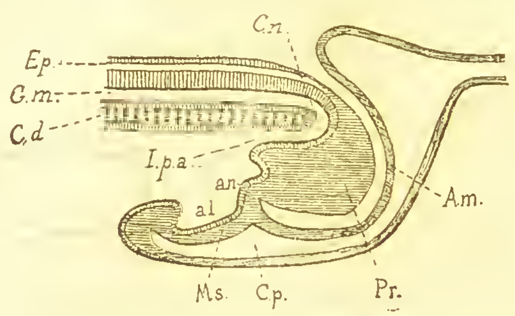


Fig. 48. — Coupe longitudinale diagrammatique de l'extrémité postérieure d'un embryon d'oiseau (d'après Balfour).

Ep, épiblaste ; — *Gm*, canal neural ou médullaire ; — *Cd*, corde dorsale ; — *an*, point où se formera l'anus ; — *Ipa*, intestin post-anal ; — *Cn*, canal neurentérique ; — *al*, allantoïde ; — *Pr*, restes de la ligne primitive ; — *Ms*, mésoblaste ; — *Cp*, cavité périviscérale ou cœlome externe ; — *Am*, repli amniotique.

faire une idée nette de ce eanal (*Cn*). Son orifiee supérieur s'oblitère bientôt. Alors le *canal neurentérique* et la portion du tube intestinal située en arrière et au-dessus du point *an*, lieu de formation de l'anus définitif, formeront l'intestin *post-anal.*

Les travaux de Lieberkühn, Kölliker, Heape, Bonnet, ont établi des faits analogues ehez les *mammifères.* La corde dorsale débute par une gouttière se transformant en canal qui s'ouvre, en arrière, à l'extérieur, au niveau du nœud de Hensen, extrémité antérieure de la ligne primitive, et se relie ainsi à la gouttière médullaire. Or, la gouttière eordale faisait partie de la gouttière intestinale. Le canal eordal, par sa partie postérieure, représente done le *canal neurentérique;* seulement, la eommunication entre la cavité médullaire et la cavité intestinale n'est jamais réalisée, paree que le canal eordal est oblitéré lorsque la gouttière médullaire arrive au niveau du nœud de Hensen.

III. FEUILLET MOYEN

CAVITÉ PLEURO-PÉRITONÉALE.

Vers le 8e jour, la tache embryonnaire, ehez le lapin, prend la forme d'un biscuit ou d'une semelle (fig. 49). En même temps, apparaît, vers son extrémité antérieure, une *aire transparente* (*Ap*) qui va s'élargissant en arrière et sépare l'ébauehe embryonnaire de l'*aire opaque* ou *vasculaire* (*Ao*). Le mésoderme s'est étendu dans toute l'aire embryonnaire, sauf sur une ligne médiane partant du nœud de Hen-

sen et gagnant l'extrémité antérieure de l'aire embryonnaire.

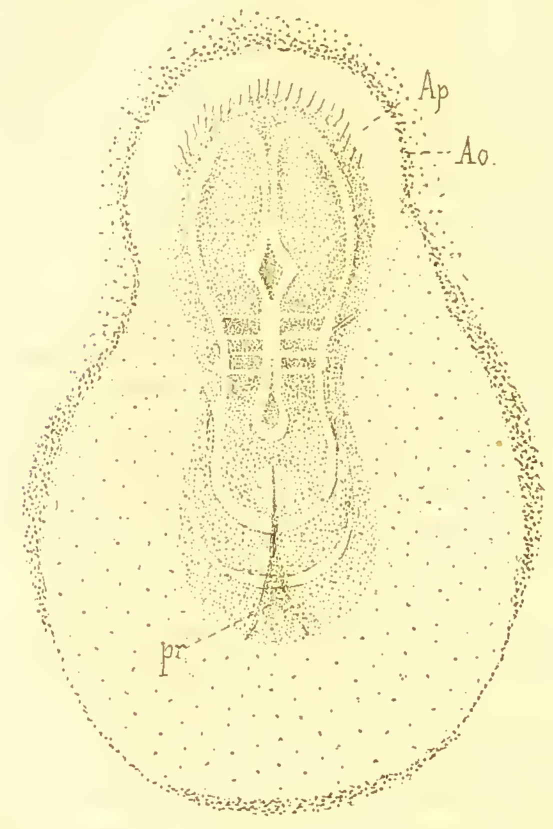


Fig. 49. — Embryon de lapin, de neuf jours, vu en surface.

Ap, aire transparente; — *Ao*, aire opaque; — *pr*, restes de la ligne primitive (d'après Kölliker).

Au 10e jour, le mésoderme présente ses premières délimitations.

Le feuillet moyen se divise, de chaque côté, en deux portions : l'une, plus rapprochée de la gouttière vertébrale et de la notocorde, la *lame vertébrale* (*Lv*, fig. 46, p. 79); l'autre, plus effilée et s'engageant entre les deux feuillets primaires, la *lame latérale* (*LL*).

La lame vertébrale se fissure transversalement en fragments, disposés symétriquement et par paires de chaque côté de la notocorde et connus sous le nom de *protovertèbres* (*Pr*, fig. 50).

Chaque *protovertèbre* (*V*, fig. 51), masse cellulaire compacte, se creuse bientôt d'une cavité (*F*, fig. 69, p. 139), qui la divise en deux portions : une inférieure ou ventrale, *protovertèbre proprement dite* (*Pr*), une supérieure ou dorsale appelée *lame musculaire* (*Lm*). Ajoutons, par anticipation, que ces lames musculaires formeront les muscles spinaux,

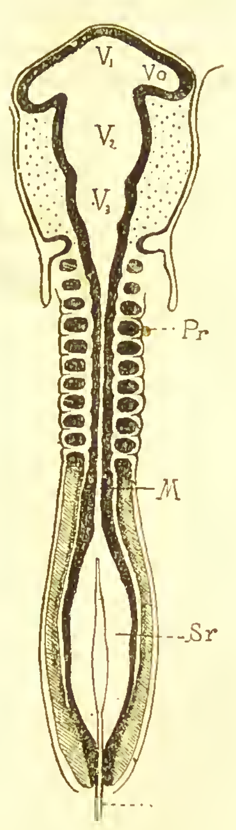


Fig. 50. — Embryon de poulet de trente-six heures, vu en surface.

Pr, protovertèbres; — *M*, canal médullaire; — *Sr*, sinus rhomboïdal; — *Lp*, restes de la ligne primitive; — V_1, V_2, V_3, vésicules cérébrales; — *Vo*, vésicule optique (demi-schéma d'après nature).

en passant au-dessus de la gouttière médullaire.

Bientôt les *lames latérales* présentent un véritable clivage et se divisent en deux lamelles (*Fc*, *Fi*, fig. 51). La division s'arrête au voisinage de la protover-

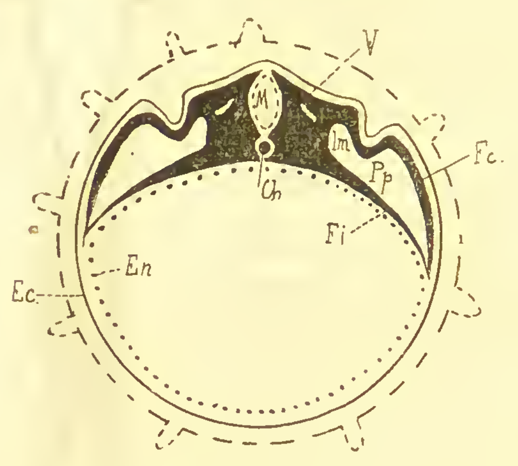


Fig. 51. — Coupe transversale schématique d'un embryon semblable a celui de la fig. 50.

M, canal médullaire; — *Ch*, notocorde; — *V*, masse protovertébrale présentant au centre une fente, qui la divise en lame musculaire et protovertèbre proprement dite; — *Fc*, lame fibro-cutanée; — *Fi*, lame fibro-intestinale; — *lm*, lame mésentérique; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale; — *En*, entoderme tapissant la cavité de la vésicule ombilicale; — *Ec*, ectoderme. La ligne crénelée périphérique représente la membrane vitelline ou le chorion primaire dans toutes les figures analogues.

tèbre (*V*) et le feuillet moyen forme, de chaque côté de la ligne axiale, une masse cellulaire indivise, *la lame mésentérique* (*lm*).

Des deux lamelles, l'une, la supérieure, s'applique à l'ectoderme (*Ec*) et prend le nom de *lamelle fibro-*

cutanée (*Fc*); l'autre, l'inférieure, s'unit avec l'entoderme (*En*), c'est la *lamelle fibro-intestinale* (*Fi*).

Le feuillet ectodermique ou corné et la lame fibro-cutanée, en se réunissant, forment la *somatopleure*. L'entoderme uni à la lame fibro-intestinale forme la *splanchnopleure*.

Les deux lamelles mésodermiques (*Fc*, *Fi*), réunies du côté de l'axe du corps par la lame mésentérique, sont séparées par une grande fente, la *fente* ou *cavité pleuro-péritonéale* ou *cœlome interne*, encore désignée par la dénomination de *cavité générale du corps* (*Pp*). La cavité péritonéale, les cavités pleurales et péricardique de l'adulte nous représentent les portions persistantes de cette cavité. Quand on introduit la main entre la paroi abdominale et la masse intestinale, on soulève l'ectoderme ou épiderme doublé par la lamelle fibro-cutanée qui a formé le derme, les masses musculaires et conjonctives ; on repousse l'entoderme (épithélium intestinal) revêtu extérieurement par les couches musculaires lisses et conjontives dérivées de la lamelle fibro-intestinale.

Cette fente sépare donc le corps de l'animal en deux parties bien distinctes : l'une, exclusivement végétative, intestinale ; l'autre, destinée à donner naissance à tous les organes de la vie de relation.

La cavité pleuro-péritonéale commence, en avant, juste au point où finit l'extrémité céphalique. Ceci revient à dire que le feuillet moyen ne se dédouble pas dans la région céphalique.

IV. REPLOIEMENT DE L'EMBRYON

La masse embryonnaire, jusqu'à maintenant, n'est qu'un petit segment de sphère ayant une épaisseur plus grande que le reste de la paroi. Comme le rayon de la sphère est relativement grand, l'embryon est d'abord très légèrement concave ; mais, il se distingue bientôt de la paroi générale de la sphère par le reploiement de ses bords. Les figures 52, 53 et 54 permettent de saisir facilement le résultat de ce mouvement : dans la première (fig. 52), les extrémités de l'embryon se sont repliées; la vésicule ombilicale (*VO*) est appendue à la cavité embryonnaire. Les deux cavités communiquent entre elles par un canal, futur ombilic (*cov*).

L'embryon s'incurve sur lui-même dans le sens longitudinal et dans le sens transversal. En même temps, il s'enfonce dans le vitellus en déprimant la paroi vésiculaire, si bien qu'autour de l'embryon, s'établit une rigole ou gouttière appelée *gouttière limitante* (*g*, fig. 52). L'enfoncement et le reploiement ont commencé par l'extrémité céphalique, puis, la gouttière limitante antérieure se prolonge sur les côtés, pour gagner enfin l'extrémité caudale.

Ainsi se forment les replis de l'embryon. L'extrémité antérieure donne naissance au *repli céphalique* (*rpa*). A l'extrémité postérieure, se produit le *repli caudal* (*rpp*). Le repli céphalique, qui s'appelle aussi *capuchon céphalique*, limite la portion antérieure de la cavité intestinale primitive ou

intestin céphalique (*ia*) : l'orifice (représenté ici par un anneau pointillé), par lequel on pénètre dans l'intestin céphalique est l'*aditus anterior*.

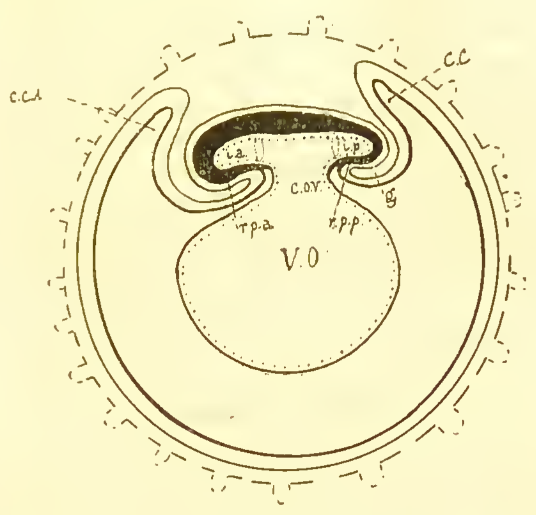


Fig. 52. — Coupe antéro-postérieure schématique d'un embryon et de ses annexes pour montrer le reploiement de l'embryon et la formation de l'amnios.

L'embryon est couché sur la vésicule ombilicale *VO* ; — *rpa*, repli antérieur ou céphalique ; — *rpp*, repli caudal ; — *ia*, aditus antérieur ; — *ip*, aditus postérieur ; — *cov*, canal omphalo-vitellin ; — *g*, gouttière limitante ; — *cca*, capuchon céphalique de l'amnios ; — *cc*, capuchon caudal de l'amnios.

A l'extrémité postérieure, nous retrouvons un *capuchon caudal* ou repli caudal moins marqué, un *intestin caudal* (*ip*) moins profond et un *aditus posterior*. On désigne aussi tout l'intestin céphalique et tout l'intestin caudal par les dénominations d'*aditus anterior* et d'*aditus posterior*.

Les parties latérales de l'embryon, en se rapprochant, forment par un mécanisme semblable les *replis latéraux* qui ne sont autre chose que les parois ventrales (fig. 54).

Les conséquences immédiates de ce reploiement de l'embryon sont: 1° la division des feuillets blastodermiques en deux portions, l'une intra-embryonnaire, l'autre extra-embryonnaire ; 2° la division de la cavité de la vésicule blastodermique en deux parties, l'une intra-embryonnaire, futur tube digestif, l'autre extra-embryonnaire, véritable sac vitellin, qui prend le nom de *vésicule ombilicale* (*VO*). La cavité de l'embryon communique avec la vésicule par un canal rétréci, le canal *omphalo-vitellin* (*cov*).

V. VÉSICULE OMBILICALE

La vésicule ombilicale (*VO*) correspond au sac vitellin des oiseaux et des poissons, avec cette seule différence que le jaune de l'œuf, le vitellus de nutrition, a disparu. Hertwig, suivant ce qui a été dit plus haut (p. 71), considère l'œuf des mammifères comme descendant des œufs de reptiles et d'oiseaux; la persistance de la vésicule ombilicale, paroi de sac vitellin sans vitellus, témoignerait en faveur de cette origine ancestrale. D'ailleurs, parmi les mammifères inférieurs, les monotrèmes, tels que l'ornithorhynque, l'echidné, pondent des œufs riches en vitellus. Ils sont ovipares et servent ainsi de transition entre les mammifères et les sauropsidés.

La paroi de la vésicule ombilicale est constituée

par l'entoderme revêtu par le prolongement de la lamelle fibro-intestinale, c'est-à-dire par la splanchnopleure.

La cavité est remplie par un liquide dont la nature n'est pas bien connue.

La vésicule est complètement développée vers la fin de la 4e semaine; elle mesure alors de 11 à 13 millimètres de diamètre (voy. fig. 75, p. 162).

Vers la 11e ou la 12e semaine, elle commence à s'atrophier. Au 4e mois, elle ne mesure plus que 5 à 6 millimètres. Atrophiée, elle renferme un liquide qui tient en suspension de la graisse et des sels alcalino-terreux.

Le canal omphalo-vitellin s'oblitère du 35e au 40e jour. Puis, il s'allonge, s'étire, se rompt même quelquefois, la vésicule étant repoussée loin du corps, à mesure qu'elle s'atrophie.

La région de la paroi vésiculaire la plus rapprochée de l'embryon est sillonnée par les vaisseaux omphalo-mésentériques qui feront partie de la première circulation.

CHAPITRE IV

ENVELOPPES FŒTALES OU ANNEXES DU FŒTUS

Nous avons, jusqu'ici, suivi la formation des organes de l'embryon sans nous occuper spécialement des parois de la vésicule blastodermique. Or, ces parois se modifient et donnent naissance à des membranes d'enveloppe. Elles forment d'abord l'*amnios*. Plus tard, quand celui-ci se sera détaché de la vésicule blastodermique, la nouvelle paroi prendra le nom de *chorion* ou *vésicule séreuse*.

La muqueuse utérine forme aussi à l'œuf une membrane enveloppante, *la caduque*. Des rapports particuliers s'établissent entre une région de la muqueuse utérine et une région correspondante du chorion, grâce à l'intervention d'un nouvel organe, la *vésicule allantoïde :* ainsi se forme le *placenta* qui est relié à la mère par le *cordon ombilical*.

Tels sont les organes que l'on groupe sous le titre d'*enveloppes fœtales* ou *annexes du fœtus* (1). Nous les

(1) Le mot *fœtus* est pour la première fois prononcé ; il convient donc de distinguer l'*embryon* du *fœtus*. Le terme d'*embryon* est réservé à l'être en développement jusqu'à la fin du 2e mois. A partir de cette époque, les dispositions anatomiques sont à peu près celles qui se maintiendront après la naissance, et l'embryon humain prend le nom de *fœtus*.

étudierons dans l'ordre où ils viennent d'être énumérés.

I. AMNIOS

L'*amnios* est une poche membraneuse contenant un liquide dans lequel est plongé le fœtus. Son existence a permis de réunir les trois groupes supérieurs de vertébrés, reptiles, oiseaux. mammifères, sous le nom d'*amniotes*, les autres étant dits *anamniotes*.

Formation de l'amnios. — Le mode de formation de l'amnios est facile à comprendre ; non seulement l'embryon se replie à ses extrémités et sur ses côtés, prenant ainsi l'aspect d'un bateau incomplètement ponté et renversé sur la vésicule blastodermique ; mais encore, il s'enfonce vers le centre de la vésicule. Cet enfoncement est la conséquence de son accroissement et de la résistance périphérique que lui présente soit la coque de l'œuf, soit la paroi musculaire utérine.

Ces modifications exagèrent la profondeur de la gouttière limitante ; l'ectoderme périphérique se soulève en un repli qui forme une circonférence autour de l'embryon (fig. 52, 53, 54). Le pli de l'ectoderme commence ordinairement à se montrer en avant de l'extrémité céphalique et forme le *capuchon céphalique de l'amnios* (*cca*, fig. 52). Il s'étend ensuite, d'avant en arrière, formant les *capuchons latéraux* (*cla*, fig. 53 et 54), et le *capuchon caudal de l'amnios* (*cc*, fig. 52).

Bientôt la circonférence, formée par l'ensemble des capuchons amniotiques, est réduite à un orifice portant le nom d'*ombilic amniotique* (*OA*, fig. 54).

Cet ombilic se rétrécit progressivement, s'obture enfin et la cavité amniotique est close. A un stade un peu plus avancé, les replis amniotiques, se séparent

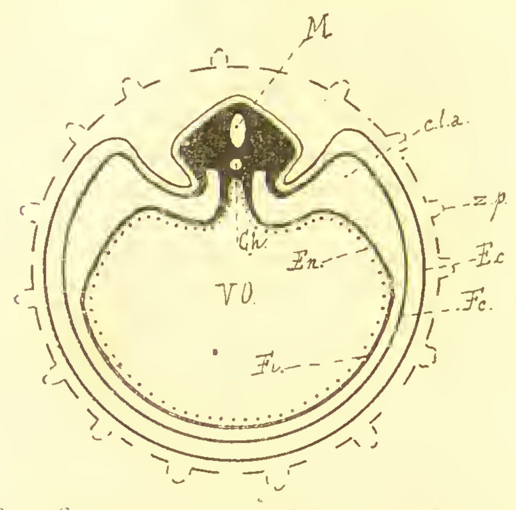


Fig. 53. — Coupe transversale schématique d'un œuf, destinée a montrer le reploiement de l'embryon et la formation de l'amnios.

M, canal médullaire; — *Ch*, notocorde; — *zp*, zona pellucida; — *Ec*, ectoderme; — *En*, entoderme; — *Fc*, lame fibro-cutanée; — *Fi*, lame fibro-intestinale; — *VO*, vésicule ombilicale; — *cla*, capuchon latéral de l'amnios.

de l'ectoderme vésiculaire. La poche amniotique (*Am*) n'a plus de relation qu'avec l'ectoderme embryonnaire (*Ec*), au niveau du conduit omphalo-vitellin (fig. 57, p. 101).

La paroi de la vésicule blastodermique, après la séparation de l'embryon et de l'amnios, forme une membrane d'enveloppe qui redevient continue

sous le nom de *vésicule séreuse* (*Vs*, fig. 57).

Si nous supposons l'embryon réduit à ses deux feuillets primaires, au moment où se passent les phénomènes que nous venons de décrire, il est clair

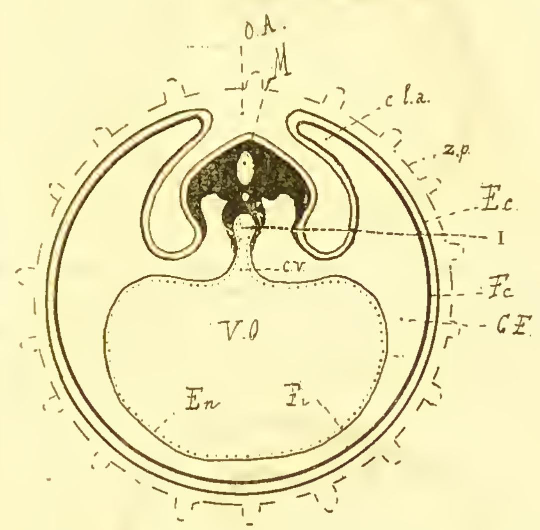


Fig. 54. — Coupe transversale schématique d'un œuf, destinée a montrer le reploiement de l'embryon et la formation de l'amnios.

I, gouttière intestinale ; — *OA*, ombilic amniotique ; — *CE*, cœlome externe. Les autres lettres comme dans la fig. 53.

que la paroi amniotique sera formée en dedans par l'ectoderme, et en dehors par l'entoderme. Cet amnios hypothétique serait le *proamnios*.

En réalité, les choses ne se passent pas ainsi. Lorsque l'ectoderme se replie pour former l'amnios, il est déjà doublé par le feuillet fibreux du mésoderme qui s'étend même au loin sur la vésicule

blastodermique; l'amnios est donc formé par un

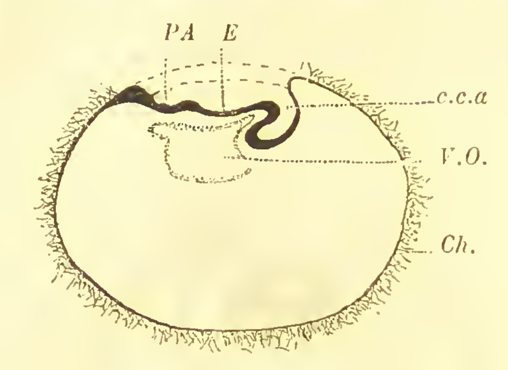


Fig. 55. — Coupe schématique longitudinale de l'œuf humain au début de la formation de l'amnios (d'après His).

E, embryon; — *VO*, vésicule ombilicale; — *cca*, capuchon céphalique de l'amnios; — *PA*, pédicule abdominal; — *Ch*, chorion.

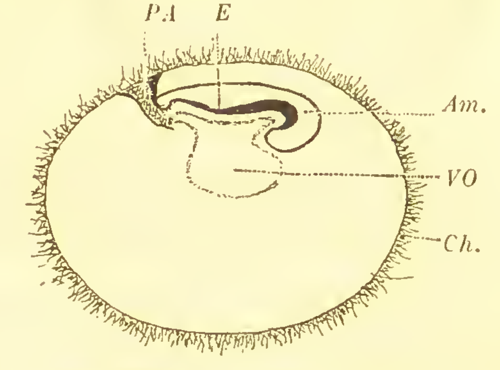


Fig. 56. — Coupe schématique longitudinale de l'œuf humain, après la formation de l'amnios (d'après His).

Am, amnios formé. Les autres lettres comme dans fig. 55.

repli de la *somatopleure*. Cependant, chez le poulet,

le premier repli amniotique, qui se montre en avant de l'extrémité céphalique, dans l'aire transparente, est, pendant un certain temps, composé des deux feuillets primaires ; c'est un rappel du proamnios. Le feuillet moyen ne tarde d'ailleurs pas à pénétrer entre ces deux feuillets ; nous savons que la partie antérieure de l'aire transparente est la dernière envahie par le mésoderme (voyez p. 62).

Telle est l'idée générale qu'on peut se faire de la formation de l'amnios.

Nous trouvons des variantes à cette description. D'après Van Beneden et Julin (1884), l'amnios se formerait, chez le lapin, par l'avancement progressif du capuchon amniotique caudal qui irait rejoindre le capuchon céphalique.

His (1882), dans ses remarquables études sur l'embryon humain, a montré que c'est le capuchon céphalique amniotique qui détermine la formation de la poche par sa progression d'avant en arrière (fig. 55, 56) ; en outre, d'après le même auteur, de l'extrémité postérieure de l'embryon, part une bande mésodermique nommée *pédicule abdominal* (*PA*), qui rejoint la paroi vésiculaire, de sorte que l'embryon humain ne s'isole jamais de la vésicule séreuse. Il est entouré par l'amnios à la fin de la 3e semaine.

Structure de la paroi amniotique. — On y distingue deux couches :

1° Une *couche interne* formée de cellules épithéliales pavimenteuses. Des saillies villeuses, grosses comme des grains de millet et connues sous le nom

de *caroncules amniotiques* de Winckler, se remarquent au voisinage du cordon ombilical; elles seraient des centres de prolifération épithéliale.

2° *Une couche externe*, constituée par du tissu conjonctif et quelques fibres musculaires lisses dont la présence explique les mouvements rythmiques observés sur l'amnios des oiseaux. Cette couche, émanation du mésoderme, se continue avec le derme cutané.

Vaisseaux. — Il paraît maintenant prouvé que l'amnios a des *vasa propria* qui s'oblitèrent, dans les derniers mois de la grossesse. Leur persistance expliquerait l'hydropisie de l'amnios (Tarnier et Chantreuil).

Liquide amniotique. — Clair et transparent tout d'abord, le liquide amniotique devient louche par son mélange avec les productions épithéliales de l'épiderme embryonnaire.

Sa quantité augmente jusqu'au 6e mois; elle est alors égale à un litre. A la fin de la grossesse, cette quantité descend à 500 grammes.

C'est un liquide alcalin, analogue au sérum sanguin, contenant des chlorures de sodium et de potassium dans la proportion de 3 à 5 pour 1000, des phosphates, de l'urée, de l'albumine et du sucre.

Origine du liquide. — Ce liquide a probablement des origines multiples : il provient d'une exsudation des *vasa propria* de l'amnios et des produits de sécrétion de la peau et des reins. Il est établi aujourd'hui que le fœtus urine; on a constaté des ruptures vésicales par distension.

D'autre part, l'hydropisie de l'amnios coïncide souvent avec les hydropisies généralisées de la mère ; le liquide amniotique peut donc provenir aussi des vaisseaux de la muqueuse utérine enveloppant l'œuf, ou, autrement dit, d'une transsudation du sang de la mère vers le fœtus.

Role du liquide amniotique. — Son rôle le plus évident est un rôle de protection ; il met le fœtus à l'abri des chocs extérieurs.

Il y a, en outre, de très grandes probabilités pour que le liquide amniotique serve à la nutrition du fœtus. L'eau de l'amnios est déglutie par celui-ci, et, dans la dernière période de la vie embryonnaire, elle peut être en partie digérée, en partie éliminée par la peau.

II. VÉSICULE SÉREUSE

OU CHORION

Revenons à la vésicule blastodermique dans son état de simplicité, alors qu'elle est formée par une paroi épiblastique. L'embryon s'individualise sur cette paroi ; il s'enfonce vers le centre de la vésicule ; l'amnios se forme et se sépare de la paroi épiblastique générale.

Pendant tout ce travail (fig. 52, 53 et 54), le mésoderme s'étend en dehors du corps embryonnaire ; son feuillet intestinal se continue sur la vésicule ombilicale ; son feuillet fibreux tapisse les capuchons amniotiques, puis, il s'accole à la face interne de la paroi épiblastique de la vésicule.

Quand l'amnios s'est isolé, la paroi de l'œuf est donc formée par le feuillet épiblastique doublé du feuillet fibreux du mésoderme; c'est-à-dire par un prolongement de la somatopleure (*Vs*, fig. 57).

Cette membrane d'enveloppe de l'œuf s'appelle *vésicule séreuse* ou *chorion secondaire*. Le *chorion primaire* ne serait autre chose que la membrane vitelline.

L'enveloppe, que nous étudions, d'abord lisse, présente un aspect séreux, d'où son nom (*séreuse de Von Baer*). Vers la 2e semaine, sa face externe se hérisse de papilles ou de villosités qui la font ressembler au *chorion* d'une muqueuse, d'où la seconde dénomination (*Ch*, fig. 55).

A la 5e semaine, ces villosités sont devenues vasculaires et plongent dans la muqueuse utérine qui les entoure.

CŒLOME EXTERNE OU CAVITÉ AMNIO-CHORIALE.

En examinant une des figures 53 ou 54 (p. 94 et 95) qui ne contiennent que la vésicule ombilicale et la paroi vésiculaire en train de se replier pour former l'amnios, on constate que le mésoderme envoie, hors de l'embryon, un prolongement de la splanchnopleure (F*i*) (paroi de la vésicule ombilicale) et un prolongement de la somatopleure (F*c*) (vésicule séreuse et paroi amniotique). Entre ces deux prolongements mésodermiques extra-embryonnaires, s'étend un espace (*CE*) qui n'est autre chose qu'une prolongation de la cavité pleuro-péritonéale ou cœ-

lome interne, et qui, à cause de cette relation même, s'appelle *cœlome externe.*

Quand l'amnios s'est séparé de la paroi vésiculaire, le cœlome externe semble compris entre la vésicule séreuse et l'amnios : il est alors désigné sous la dénomination de *cavité amnio-choriale* (*CE*, fig. 57).

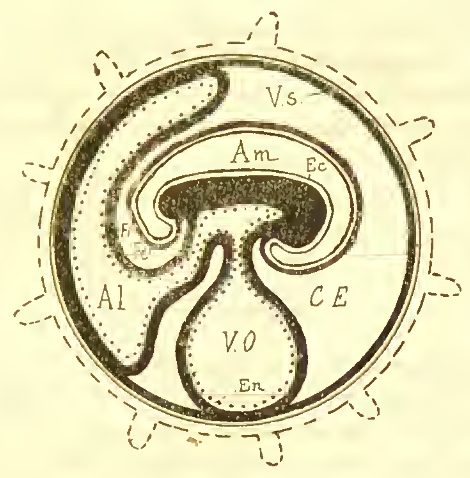


Fig. 57. — Schéma montrant l'ensemble des membranes foetales.

Vs, vésicule séreuse; — *Am*, amnios; — *Ec*, ectoderme de l'embryon; — *Fc*, lame fibro-cutanée; — *Fi*, lame fibro-intestinale; — *CE*, cœlome externe; — *En*, entoderme; — *Al*, allantoïde.

Cette cavité est remplie par le *tissu interannexiel* que Dastre a bien étudié chez les ruminants; c'est un tissu muqueux à trame délicate dont les mailles sont remplies de liquide albumineux.

L'amnios, en se développant, refoule ce tissu interannexiel contre la vésicule séreuse; quand

l'amnios arrive à combler la cavité ovulaire, en s'appliquant contre le chorion, le tissu interannexiel est réduit à une couche lamelleuse connue sous le nom de *magma réticulé* de Velpeau ou de *membrane intermédiaire* de Bischoff.

Le fœtus est donc enveloppé en allant de dedans en dehors :

1° par l'amnios, 2° par la membrane intermédiaire ; 3° par le chorion.

Encore plus en dehors se trouvent les enveloppes formées par la muqueuse utérine et désignées sous le nom général de *caduques*.

Nous les étudierons dès maintenant, pour mieux comprendre ensuite la formation du placenta.

III. CADUQUES

On a donné le nom de caduques à ces enveloppes, parce qu'elles sont destinées à être éliminées au moment de l'accouchement. La muqueuse utérine a été longtemps méconnue. Depuis Hunter, on admettait qu'avant l'arrivée de l'œuf, une lymphe s'épanchait dans l'utérus et se coagulait en une membrane dont l'œuf se coiffait, au moment de son entrée dans l'utérus. Cette membrane était la caduque.

Mais Coste, en 1842, établit l'existence de la muqueuse utérine; celle-ci fut étudiée avec soin par Courty (1845), Robin (1848), et l'on put ainsi interpréter plus exactement la part de la muqueuse utérine dans la formation des enveloppes fœtales.

Sous l'influence de la menstruation, la muqueuse

utérine devient turgescente et sa surface se plisse. L'ovule fécondé, arrivant dans la cavité utérine, est arrêté par un de ces plis : il se fixe ordinairement sur la face postérieure de l'utérus, près de l'une des trompes.

Il semble déterminer là une irritation de la mu-

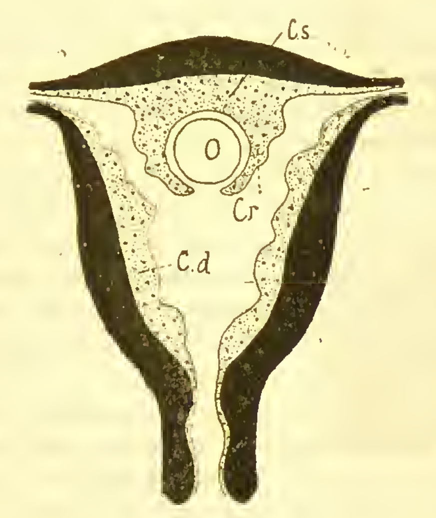


Fig. 58. — Coupe de l'utérus montrant les diverses caduques.

O, ovule ; — *Cd*, caduque directe ; — *Cr*, caduque réfléchie ; — *Cs*, caduque sérotine.

queuse qui borde le sillon ; les plis s'élèvent et finissent par recouvrir complètement l'ovule (*O*, fig. 58).

La portion de muqueuse, qui a ainsi enveloppé l'œuf, est la *caduque réfléchie* ou *ovulaire* (*Cr*).

Le reste de la muqueuse utérine est la *caduque directe*, *vraie* ou *maternelle* (*Cd*).

Enfin, la petite région de la muqueuse, sur laquelle l'œuf repose et sur laquelle il s'implantera bientôt, est la *caduque inter-utéro-placentaire*, appelée aussi *sérotine* (*Cs*), ce qui veut dire tardive; cette caduque, en effet, commence son rôle après les autres.

Entre la caduque directe et la caduque réfléchie, avant leur soudure intime, existe un espace virtuel; Velpeau et Breschet avaient admis qu'il pouvait s'y épancher du liquide auquel ils donnaient le nom d'hydropérione, mais ce fait a été nié.

Suivons l'évolution de ces diverses caduques jusqu'au moment de l'accouchement. Il se fait là un processus histologique complexe.

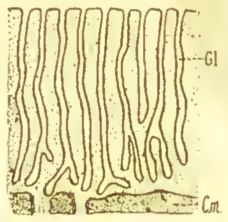
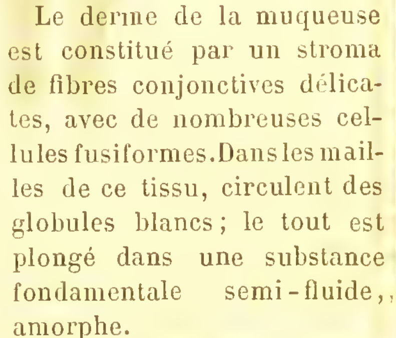


Fig. 59. — Coupe transversale de la muqueuse utérine au repos.

Cm, couche musculaire de l'utérus; — *Gl*, tube glandulaire. Les espaces pointillés entre les tubes représentent le derme de la muqueuse (d'après Kundrat et Engelmann) (1).



1° Muqueuse utérine au repos. — C'est une muqueuse à *épithélium cylindrique et à cils vibratiles*.

Le derme de la muqueuse est constitué par un stroma de fibres conjonctives délicates, avec de nombreuses cellules fusiformes. Dans les mailles de ce tissu, circulent des globules blancs; le tout est plongé dans une substance fondamentale semi-fluide, amorphe.

Examinée par sa surface, la muqueuse paraît

(1) *Medicin. Jahrbucher. Wien*, 1873.

criblée d'orifices qui sont les lumières d'une multitude de *glandes en tube*, au niveau desquelles l'épithélium s'infléchit pour se continuer avec celui du canal excréteur. Les tubes glandulaires occupent toute l'épaisseur de la muqueuse (*Gl*, fig. 59).

Les vaisseaux, très abondants, se disposent en un réseau capillaire qui arrive jusqu'au-dessous de l'épithélium.

L'ensemble de la muqueuse forme une couche de deux millimètres d'épaisseur; sa surface libre est lisse. Sa face profonde repose directement sur la couche musculaire (*Cm*); *il n'y a pas de tissu conjonctif sous-muqueux.*

2° **Muqueuse pendant la menstruation.** — Léopold (1), en 1877, a bien décrit les modifications de la muqueuse pendant la menstruation. L'épaisseur de cette membrane augmente et s'élève à six millimètres.

Le tissu conjonctif devient plus lâche, œdémateux; les cellules conjonctives prolifèrent et donnent naissance à des *cellules géantes* (*plaques cellulaires* de Léopold); les glandes s'allongent et leurs culs-de-sac se dilatent (fig. 60).

En même temps, il y a hyperhémie aiguë de la muqueuse : les capillaires gorgés de sang deviennent le siège d'une abondante diapédèse de globules rouges.

L'épithélium utérin, les cellules épithéliales qui sont à l'entrée des tubes glandulaires, la couche la

(1) *Archiv f. Gynækologie*. Bd. XI n. XII, 1877.

plus superficielle du derme tombent ; l'hémorrhagie menstruelle se produit.

Tout rentre ensuite dans le calme et les tissus se régénèrent peu à peu.

3° **Muqueuse pendant la grossesse.** — Les travaux de Friedländer, Kundrat et Engelmann, Léopold, ont, à peu près complètement, élucidé cette question.

1er MOIS. — La muqueuse s'est épaissie ; la modification caractéristique est l'hypertrophie des tubes glandulaires. Ceux-ci s'allongent et se dilatent par leur extrémité profonde. Cet allongement amène un pelotonnement du tube. Sur une coupe transversale de la muqueuse (fig. 60), la section de tous ces tubes glandulaires donne, à la partie profonde de la muqueuse (*Sp*), un aspect lacunaire qui lui a mérité le nom de *couche spongieuse* (Léopold) ou *couche glandulaire* (Friedländer).

Dans la portion superficielle

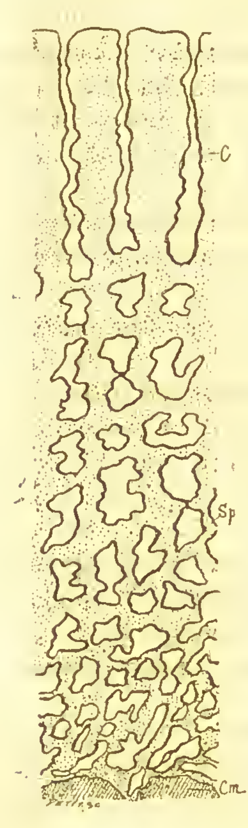


FIG. 60. — COUPE TRANSVERSALE DE LA MUQUEUSE UTÉRINE, AU COMMENCEMENT DE LA GROSSESSE

C, couche compacte ; — *Sp*, couche spongieuse ; — *Cm*, couche musculaire de l'utérus (d'après Kundrat et Engelmann).

de la muqueuse, les tubes sont plus régulièrement espacés; le tissu est plus dense, aussi cette zone s'appelle-t-elle *couche compacte* (Léopold) ou *couche cellulaire* (C).

L'*épithélium* se retrouve dans tous ces tubes; mais, au niveau de l'orifice, il est plus ou moins plat, plus ou moins dégénéré.

Le tissu conjonctif reste ce qu'il était pendant la menstruation; les cellules conjonctives hypertrophiées ou *cellules déciduales* de Friedländer se groupent autour des vaisseaux. On trouve aussi de petites cellules résultant probablement de la division des premières.

Les vaisseaux sanguins sont dilatés.

Les modifications que nous venons de décrire s'appliquent aux trois caduques.

2e mois. — Les villosités du chorion s'enfoncent dans la muqueuse et, tandis que la couche compacte devient plus dense, les lacunes de la couche spongieuse deviennent plus amples.

Au niveau de la caduque *sérotine*, un développement considérable des capillaires se produit dans la couche compacte.

3e et 4e mois. — La *caduque directe* présente un couche spongieuse à lacunes de plus en plus grandes. Cette couche spongieuse augmente, tandis que la couche compacte diminue.

Dans les lacunes, l'épithélium est encore intact; c'est à ses dépens que se régénérera le futur épithélium utérin.

Du côté de la *caduque réfléchie*, tendance atro-

phique. Son épaisseur n'est bientôt plus que de un demi-millimètre. Les glandes disparaissent. L'accroissement de l'œuf tend à la mettre en contact avec la caduque directe.

Au niveau de la *sérotine*, aplatissement des lacunes; les cellules épithélialcs se désagrègent et tombent dans la cavité tubulaire.

5e MOIS. — Les *caduques directe* et *réfléchie* se soudent l'une à l'autre. Les cellules épithéliales des deux caduques ont disparu.

Les capillaires de la *sérotine* forment de véritables *sinus;* on trouve, dans leur voisinage, des cellules *déciduales* énormes (*CG*, fig. 61).

6e ET 7e MOIS. — Soudure de plus en plus intime entre les *caduques directe* et *réfléchie;* la couche compacte de la caduque *directe* est de plus en plus mince; la caduque *réfléchie* (*Cr*, fig. 61) n'a plus ni glandes, ni vaisseaux. Dans les espaces lacunaires de la couche glandulaire (*Cg*), l'épithélium est désagrégé.

En même temps, la *sérotine* s'amincit par diminution d'épaisseur de la portion spongieuse.

8e ET 9e MOIS. — Les lacunes de la portion spongieuse de la caduque directe s'aplatissent et s'effacent. Au moment de l'accouchement, la couche compacte et une partie de la couche spongieuse de la caduque directe suivront les enveloppes de l'œuf. Le reste de la couche spongieuse régénérera la muqueuse (voy. fig. 65, p. 121).

Pendant que la muqueuse utérine parcourt ainsi les divers stades de la grossesse, la muqueuse du



Fig. 61. — Coupe transversale des enveloppes de l'œuf et de l'utérus, faite dans le voisinage du placenta, au VIe mois de la grossesse.

Vs, vaisseau sanguin; immédiatement au-dessous de son extrémité, se voit une cellule géante CG. Les autres lettres ont leur légende du côté droit de la figure (d'après Léopold, *loc. cit.*).

col n'est pas modifiée; elle ne prend aucune part à tous ces changements.

IV. VÉSICULE ALLANTOIDE

Le moment est venu d'examiner les rapports que le chorion affecte avec les caduques. Mais auparavant, il faut suivre les modifications exercées sur le chorion par la *vésicule allantoïde.*

La *vésicule allantoïde* est un organe qui a la double fonction de servir, par sa cavité, de sac urinaire à l'embryon, et, par sa paroi, d'appareil de soutènement aux vaisseaux qui unissent l'embryon à la mère. Sa constance chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères, permet de réunir ces vertébrés sous la dénomination d'*allantoïdiens* (1).

Origine de l'allantoïde. — L'origine de cette vésicule a été une des questions les plus controversées. Aujourd'hui, les embryologistes admettent généralement, à la suite de Von Baer, que l'allantoïde est formée aux dépens de l'entoderme.

Consultons la figure schématique de l'extrémité postérieure de l'embryon (fig. 48, p. 82) et mieux la figure 62.

Le repli caudal forme la paroi antérieure de l'intestin postérieur. L'entoderme intestinal, qui tapisse la face interne de ce repli, se continue, en

(1) La présence de l'amnios a également permis de grouper ces mêmes vertébrés sous le nom d'*amniotes*. Ce groupement a plus de fixité, car les poissons et les batraciens dits *anallantoïdiens* ont une vésicule allantoïde rudimentaire.

dehors de l'embryon, pour former l'épithélium de la vésicule ombilicale (O). Sur la paroi antérieure de l'intestin, en avant du cul-de-sac caudal de l'amnios, se produit une dépression (A) qui s'accentue de plus en plus. L'entoderme est refoulé en doigt de gant, de dedans en dehors. Le mésoderme, qui revêt l'entoderme à ce niveau, tapisse cette dépression du feuillet interne.

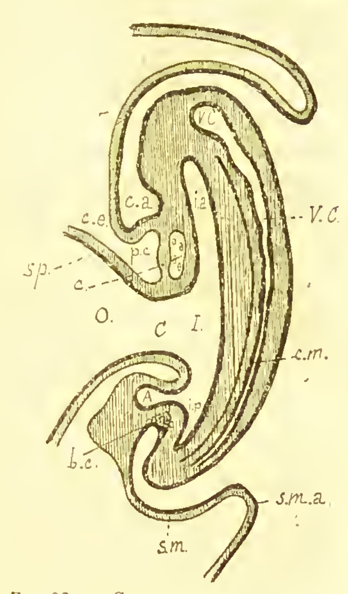


Fig. 62. — Coupe longitudinale d'un embryon de poulet au troisième jour d'incubation.

I, intestin; — *ia*, intestin antérieur; — *ip*, intestin postérieur; — *O*, vésicule ombilicale; — *C*, canal vitello-intestinal; — *sp*, splanchnopleure extra-embryonnaire; — *bc*, bourgeon cloacal; — *A*, cul-de-sac initial de l'allantoïde; — *sm*. somatopleure extra-embryonnaire; — *sma*, repli amniotique; — *ca*, cul-de-sac céphalique de l'amnios; — *ce*, cœlome externe; — *c*, cœur; — *pc*, péricarde futur; — *cm*, canal médullaire; — *VC*, vésicule cérébrale (d'après Tourneux et Hermann).

Le cul-de-sac initial devient donc un tube creux épithélial, revêtu de mésoderme. Ce tube, en se développant, se loge dans le cœlome externe, entre l'amnios et le sac vitellin (*Al*, fig. 57 page 101). Son extrémité périphérique se dilate et l'organe mérite ainsi le nom de vésicule.

Le pédicule de l'allantoïde sortant de l'abdomen est comprimé

entre le pédicule de la vésicule ombilicale et l'amnios. Quand il y a du *tissu interannexiel* dans le cœlome externe, la vésicule le refoule et en fait une doublure à sa paroi.

D'après Ahlfeld, l'allantoïde se montre, chez l'homme, vers le onzième jour. Sur l'embryon humain de Coste, qui est du quinzième au dix-septième jour, la vésicule allantoïde a déjà contracté son union avec le chorion.

On n'a pas encore observé d'œuf humain avec allantoïde libre. Krause, qui a cru faire cette trouvaille, a très probablement pris un embryon de poulet pour un embryon humain.

C'est qu'en effet, l'allantoïde, chez l'homme, arrive de très bonne heure au contact du chorion avec lequel elle s'unit intimement, en formant avec lui ce qu'on appelle l'*allanto-chorion*. La vésicule ne s'accroît pas librement dans le cœlome externe, comme chez les autres mammifères ; elle glisse le long de la paroi ventrale et suit le capuchon postérieur de l'amnios, en prenant part à la constitution du *pédicule ventral*.

Vascularisation du chorion. — Le chorion ou vésicule séreuse est hérissé à l'extérieur de villosités qui s'enfoncent dans les anfractuosités de la muqueuse utérine.

L'envahissement du chorion par l'allantoïde a pour résultat de vasculariser les papilles du chorion ; celles-ci deviennent ainsi des organes d'absorption et le chorion se transforme en une vaste surface absorbante.

L'allantoïde est pourvue de deux grosses artères nées de l'iliaque interne, les deux *artères ombilicales*, mieux nommées *artères allantoïdiennes*.

Les deux artères ombilicales vascularisent abondamment le chorion; la vascularisation est complète à la quatrième semaine.

Le système artériel se réduit en un réseau capillaire, d'où les deux veines ombilicales prennent naissance. Les échanges entre la mère et l'embryon sont ainsi largement assurés.

Structure de l'allantoïde. — Nous distinguerons une paroi et un contenu liquide.

1° Paroi. — La face interne est tapissée par un épithélium plat.

Cette couche épithéliale repose sur un feuillet conjonctif et vasculaire, émanation du mésoderme, souvent doublé par du tissu interannexiel condensé.

2° Liquide allantoidien. — La vésicule contient un liquide alcalin, incolore et transparent d'abord, puis jaune ambré. On y trouve de l'albumine, du sucre, de l'urée et ses dérivés, de l'allantoïdine. Ce liquide a, quelquefois, de grandes analogies avec l'urine.

Destinée de l'allantoïde. — Quand le chorion est vascularisé, le rôle actif de l'allantoïde est terminé. Elle cesse d'être une vésicule.

Son pédicule extra-embryonnaire n'est plus représenté que par les vaisseaux allantoïdiens qui constitueront les éléments principaux du *cordon ombilical*. Au niveau du chorion, elle s'atrophie sur la plus grande partie de son étendue ; ce qui en reste,

unissant le chorion à l'amnios, confondu avec le tissu interannexiel, est désigné sous les noms de *membrane intermédiaire de Bischoff*, de *magma réticulé de Velpeau* ou encore de *membrane lamineuse de Joulin.*

Mais, si elle s'atrophie à peu près partout, elle prend, au contraire, un développement énorme, dans une région qui correspond à la caduque sérotine; là, elle forme le *placenta.*

La portion *intra-abdominale* de l'allantoïde persiste et se retrouve chez l'adulte où elle constitue l'ouraque et la vessie.

V. PLACENTA

Lorsque l'allantoïde a vascularisé le chorion, la surface externe de celui-ci est hérissée de villosités très riches en vaisseaux.

Les villosités plongent, soit dans les culs-de-sac glandulaires, soit, comme chez l'homme, dans des cryptes de la muqueuse utérine hypertrophiée et en même temps très vascularisée; ainsi s'établit un appareil d'échange entre la mère et le fœtus.

Cet appareil se présente sous des formes multiples.

Quelquefois, chez le porc, par exemple, le chorion reste vascularisé dans toute son étendue. En certains points, plusieurs villosités libres sont en présence d'une portion de muqueuse utérine lisse, limitée par deux saillies. Sur cette portion plane de la muqueuse, s'ouvrent une ou plusieurs glandes; les régions semblables sont connues sous le nom

de *champs d'Eschricht.* A leur niveau, s'accumule un liquide albumineux, riche en globules blancs, en graisse et en cellules épithéliales dégénérées venant des glandes. Ce liquide est le *lait utérin* dans lequel baignent les villosités qui ont conservé leur épithélium. Le *lait utérin* servirait à la nutrition du fœtus, d'après Ercolani et Rauber. Aujourd'hui, son existence semble pouvoir être généralisée et pouvoir être admise même chez l'homme. L'analogie entre le lait utérin et le lait mammaire est assez grande; si bien que la différence entre la nourriture de l'homme et des mammifères, avant et après la naissance, serait peu marquée (1).

Quand le chorion reste ainsi vascularisé sur toute son étendue, l'appareil d'échange prend le nom de *placenta diffus.*

Chez les ruminants, les villosités se groupent en bouquets ou *cotylédons* qui s'enfoncent dans la muqueuse. C'est entre les cotylédons que l'on trouve le *lait utérin.* Le *placenta* est dit *cotylédoné.*

Les deux placentas, *diffus* et *cotylédoné*, sont encore dits *indécidus* parce qu'ils n'entraînent pas de caduque, quand ils sont éliminés.

Chez les autres mammifères, les placentas sont appelés *décidus*, parce qu'une partie de la muqueuse utérine tombe avec eux. On pressent déjà que les adhérences des villosités avec cette muqueuse seront plus intimes. Par contre, elles seront plus locali-

(1) Colin (d'Alfort) considère cependant le lait utérin comme un produit de putréfaction (*Phys. comparée*, t. II, 1888).

sées. Les villosités s'atrophient sur une portion du chorion qui, à cause de son nouvel aspect, prend le nom de *chorion lisse* ou *chorion leve.* En revanche, sur une certaine étendue, les villosités s'hypertrophient et font donner à la région qui les supporte le nom de *chorion touffu* ou *chorion frondosum.*

C'est aux dépens du chorion touffu que se formera le placenta.

Le chorion touffu pourra occuper une bande circulaire tout autour de l'œuf : le placenta est alors *zonaire* comme chez les carnivores.

Il peut mériter, par sa forme, le nom de *discoïde.* Celui des singes et celui de l'homme rentrent dans cette catégorie.

PLACENTA HUMAIN

Configuration extérieure. — Ordinairement unique, il est quelquefois double (Hyrtl); il existe, dans ce cas, un placenta secondaire. On l'a vu divisé en un nombre variable de cotylédons.

Le placenta est fixé, dans l'utérus, au voisinage des trompes; le plus souvent sur la face postérieure, quelquefois sur la face antérieure. Il s'insère exceptionnellement sur le segment inférieur de l'utérus, vers l'orifice du col (*placenta prævia*).

Quand il a été expulsé, il se présente sous la forme d'une masse charnue, circulaire et aplatie, quelquefois légèrement ovale.

Son diamètre est de 15 à 18 centimètres.

Sa plus grande épaisseur, qui correspond au centre, est de 3 centimètres environ.



Fig. 63. — Placenta humain vu par la face externe ou utérine.

Il pèse en moyenne 500 grammes. Son poids est proportionnel au volume de l'enfant.

Il présente à l'étude deux faces et une circonférence.

La FACE EXTERNE OU UTÉRINE, saignante, est légèrement convexe (fig. 63). On y distingue des sillons la divisant en *cotylédons* qui sont, comme nous l'avons dit plus haut, des bouquets de villosités vasculaires. Isolés chez les ruminants, ils sont agglomérés chez l'homme.

Cette face est revêtue d'une couche pulpeuse, grisâtre, due à l'épithélium hypertrophié de la muqueuse utéro-placentaire.

La FACE INTERNE OU FŒTALE est lisse, d'un blanc grisâtre. Elle est tapissée par l'amnios, au-dessous duquel on voit ramper les vaisseaux qui convergent vers le point d'implantation du cordon ombilical (fig. 64).

La CIRCONFÉRENCE se continue avec le chorion et les caduques. On y trouve la *grande veine circulaire* de Meckel ou *sinus coronaire* de Jacquemier (SA, fig. 65).

Nous connaissons déjà les modifications qui se produisent dans les caduques pendant la grossesse ; nous pouvons donc étudier les rapports du chorion et de la sérotine.

Mode de formation. — Structure. — Rappelons que l'œuf est d'abord libre d'adhérences. Vers le douzième jour, le chorion ou plutôt l'ectoderme chorial se hérisse de villosités qui s'enfoncent dans la muqueuse. A la cinquième semaine toutes les villosités sont vascularisées. Mais déjà au troisième mois, le chorion est devenu lisse, sur la plus grande partie de sa surface, et le placenta est formé par l'union plus intime du chorion touffu avec la région correspondante de la sérotine. Il y a donc lieu de dis-

tinguer, dans le placenta, une portion ovulaire ou

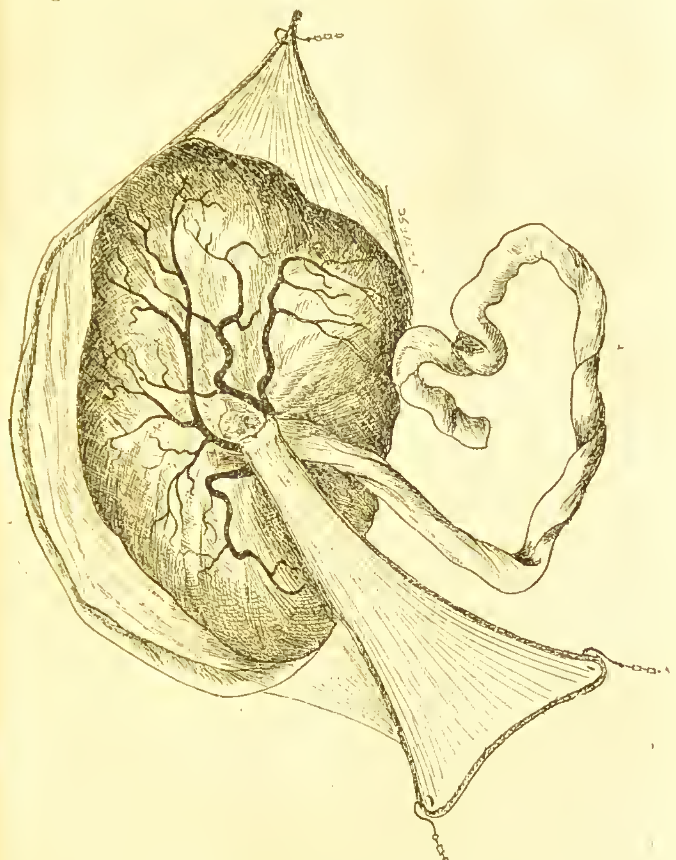


Fig. 64. — Placenta humain, vu par la face interne ou fœtale. Les membranes sont tendues.

fœtale (*placenta fœtal*) et une portion utérine ou maternelle (*placenta maternel*).

Placenta fœtal. — Les villosités du *chorion frondosum* sont groupées en bouquets qui sont les *cotylédons*. Ce groupement est dû à la pénétration, dans le chorion, de cloisons celluleuses, *septa placentæ* de Kölliker, émanées du tissu utérin.

Les cotylédons sont sans communications vasculaires avec leurs voisins. Les villosités mêmes qui les composent sont complètement isolées entre elles.

La villosité est donc un élément que nous devons connaître avec certains détails.

Villosités choriales. — Elles se présentent sous la forme de troncs, se dressant à la surface du chorion et se dirigeant, en droite ligne, vers le tissu utérin avec lequel elles contractent des adhérences intimes (*V*, fig. 65).

Sur les côtés, le tronc principal émet des branches qui se détachent sous des angles aigus ou droits. De ces branches, les unes flottent librement dans les sinus sanguins de la sérotine (*pl*), les autres s'enfoncent dans le tissu utérin, s'y attachent par des boutons adhésifs et sont désignées, par Kölliker, sous le nom de *crampons* (*cr*).

Structure des villosités choriales. — La structure des villosités est encore l'objet d'interprétations variées et discordantes.

Le stroma de la villosité est formé par des cellules fusifomes et étoilées, émanées du tissu muqueux du chorion. Dans ce tissu, chemine, parallèlement à l'axe de la villosité, une artériole (*Vf*) provenant des artères ombilicales et donnant naissance à un réseau capillaire superficiel auquel font suite les

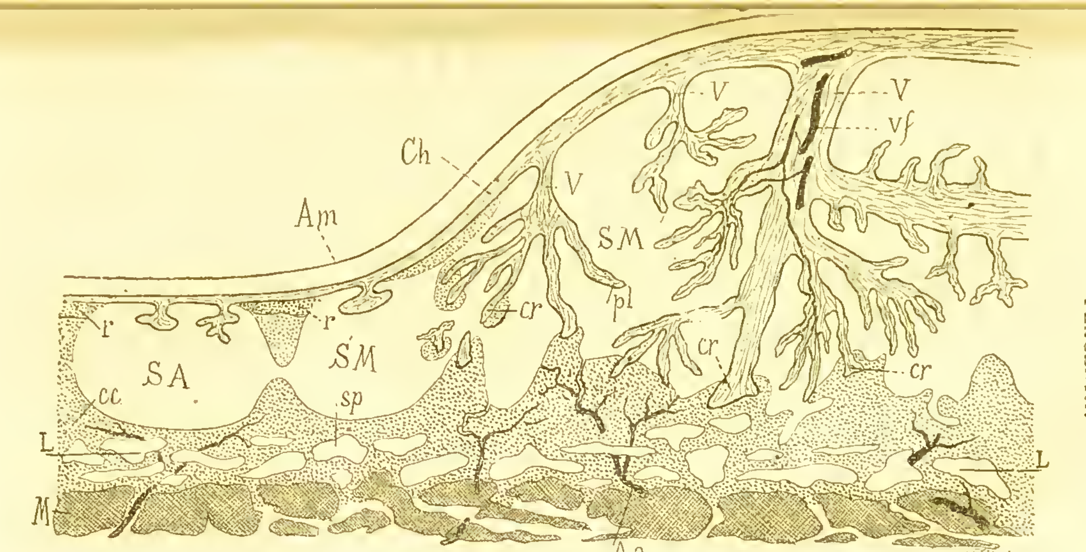


Fig. 65. — Placenta et utérus au milieu du cinquième mois (figure demi-schématique d'après Léopold).

Am, amnios ; — *Ch*, chorion ; — *r*, caduque réfléchie ; — *M*, couche musculaire de l'utérus ; — *sp*, couche spongieuse de la sérotine ; — *cc*, couche compacte ; — *LL*, ligne suivant laquelle se fera la division de la muqueuse au moment du décollement du placenta ; — *Aa*, artères de l'utérus allant au placenta ; — *SM*, sinus sanguins maternels ; — *SA*, sinus margiual ou anuulaire ; — *V*, villosités choriales ; — *Vf*, vaisseaux des villosités ; — *pl*, branche de la villosité se terminant librement dans les sinus ; — *cr*, branches adhésives ou *crampons*.

veinules qui vont se jeter dans la veine ombilicale.

La surface de la villosité est recouverte par l'ectoderme chorial dont les cellules sont disposées en deux couches : l'une superficielle où les cellules se sont fusionnées en une masse protoplasmique plurinucléée, véritable *symplaste* ou *plasmodium*; l'autre profonde, formée de grands éléments cellulaires distincts. Cet épithélium ectodermique présente des centres de prolifération d'où naissent des végétations qui s'enfoncent dans la sérotine sous forme de *boutons* adhésifs.

Tels sont les éléments anatomiques dont l'ensemble forme le *placenta fœtal*.

Placenta maternel. — En contact avec la couche musculaire (*M*, fig. 65) se trouve la couche spongieuse ou glandulaire (*Sp*) qui donne à cette portion de la muqueuse un aspect lacunaire.

Au-dessus, ou mieux en dedans de la couche spongieuse irrégulièrement limitée, est la couche compacte (*cc*); puis, on rencontre de grands sinus sanguins, dans lesquels les villosités plongent librement (*SM*).

Çà et là, s'élèvent de la muqueuse des cloisons ou *septa* qui s'enfoncent dans le chorion dont ils groupent les villosités en bouquets ou cotylédons. Ces *septa* arrivent jusqu'à la membrane choriale (*Ch*) à la périphérie du placenta.

Sur le pourtour du placenta maternel, on aperçoit un grand sinus circulaire, *sinus marginal* ou *annulaire* du placenta (*SA*), formé par un réseau veineux (Kölliker).

Les artères (*Aa*) proviennent des branches musculaires des artères de l'utérus (*utérine, ovarique*); ce sont des artères à trajet fortement sinueux, à mince paroi, s'ouvrant finalement dans les sinus ou lacs sanguins de la sérotine. A ces lacs sanguins font suite de larges veines qui se rendent dans la couche spongieuse.

Artères et veines conservent un calibre uniforme et ne fournissent pas de ramifications latérales. Au moment de leur déhiscence dans les sinus, ces vaisseaux perdent leur paroi endothéliale, du côté placentaire, mais ils la conservent du côté utérin (Waldeyer, Gottschalk). La caduque possède, en outre, un appareil vasculaire spécial pour sa nutrition (Bumm) (1).

Vers la fin de la gestation, il se produit, dans les sinus sanguins et dans les veines, des thromboses par accumulation de cellules granuleuses et coagulation du sang. Ces obstructions gênent la circulation, d'où hyperémie veineuse. C'est peut-être là une des causes initiales de la chute du placenta.

Quand ce fait se produit, la sérotine se divise en deux portions suivant une ligne (*LL*) qui passe au milieu de la couche spongieuse (*Sp*). La portion, comprenant les sinus sanguins, la couche compacte et une partie de la couche spongieuse, est éliminée avec l'*arrière-faix*. L'autre portion, c'est-à-dire, la partie profonde de la couche spongieuse, reste adhérente

(1) Bumm. Zur Kenntniss der Uteroplacentargefässe. *Arch. f. Gynækolog.*, 1890.

à la couche musculaire. C'est elle qui régénérera la muqueuse.

L'interprétation de ces faits a provoqué des discussions sans nombre qui n'ont pas peu contribué à compliquer une question assez obscure par elle-même. En ce moment encore, l'accord n'est pas fait.

Pour les uns (Langhans, Kölliker), des espaces intervilleux, *espaces placentaires* de Kölliker se trouvent entre les villosités choriales et la sérotine. Les capillaires maternels très dilatés finissent par se rompre et le sang fait irruption dans ces espaces intervilleux. Ainsi se forment les sinus sanguins : le sang s'épancherait hors de l'appareil circulatoire.

Ce fait est en contradiction avec les lois de l'anatomie générale. Aussi l'interprétation, fournie par Robin, Winkler, Léopold, a-t-elle eu plus de faveur. D'après ces auteurs, la muqueuse utérine, au niveau du placenta, s'hypertrophie, se boursoufle et vient envelopper les villosités choriales. Ses capillaires énormément dilatés prennent l'aspect de véritables lacs sanguins. L'épithélium de la muqueuse se détruit, si bien que les villosités semblent baigner dans la cavité même des sinus. Mais le sang est toujours contenu dans des espaces faisant partie de l'appareil circulatoire : Waldeyer a démontré l'existence d'un revêtement endothélial continu.

On a beaucoup discuté pour savoir si le revêtement épithélial de la villosité provenait du tissu fœtal ou du tissu maternel refoulé. Turner, Ercolani,

Romiti, Tafani, Katschenko... sont les principaux noms qui se rattachent à cette question (1).

Les solutions les plus opposées ont été soutenues par des auteurs également autorisés.

Dans ces dernières années, l'histoire du placenta semble être entrée dans une phase nouvelle qui probablement conduira à des notions définitives.

En 1878, Creighton décrivait, dans le placenta des rongeurs, à la surface des villosités choriales, une masse de protoplasme continue et homogène, non réductible en cellules distinctes, parsemée irrégulièrement de noyaux. En 1885, Laulanié (2) décrit cette même formation en lui donnant le nom de *symplaste placentaire*. Des lacunes se creusaient dans cette couche protoplasmique et le sang maternel qui venait les remplir était en contact avec le protoplasme. L'auteur trouvait là quelque chose d'analogue à une vaste cellule vaso-formative. Mais, pour Laulanié, il s'agissait d'une formation maternelle faite aux dépens de l'épithélium de la muqueuse utérine.

Masquelin et Swaen (1880) avaient déjà vu la même couche protoplasmique plurinucléée, mais ils l'avaient aussi considerée comme de provenance utérine.

Dès 1887, Mathias Duval a fait, à la Société de biologie, une série de communications dont la syn-

(1) Voy. Waldeyer. Bemerkungen über den Bau der Menschen und Affen-Placenta. *Arch. f. Mikr. Anat.*, 1890.

(2) *Société de biologie*, 1885.

thèse a été donnée dans un mémoire (1) qui marque, à notre avis, une véritable révolution dans l'histoire du développement et de la structure du placenta.

« *Le placenta représente, à son origine, une hémorrhagie maternelle circonscrite et enkystée par des éléments ectodermiques.* » Telle est la formule inattendue à laquelle arrive Mathias Duval. Elle ressort clairement des figures qui accompagnent son travail.

Immédiatement avant la fixation de l'œuf et au point de fixation, la muqueuse utérine se soulève en deux saillies ou *lobes cotylédonaires* séparés par un sillon profond. Au niveau de ces lobes, l'épithélium utérin se transforme en une couche homogène sans cellules distinctes. Les capillaires se développent en sinus ; en même temps, la couche épithéliale homogène se résorbe, laissant à nu le derme de la muqueuse.

Du côté de l'œuf, dans l'aire opaque même, de chaque côté de l'embryon (se reporter à la fig. 49, p. 83), on remarque une zone plus sombre, en forme de croissant. Les deux zones s'unissent, du côté de l'extrémité postérieure de l'embryon, dont elles encadrent les quatre cinquièmes. Ce sont les *croissants ectoplacentaires ;* leur ensemble forme le *fer à cheval placentaire* de Van Beneden. A leur niveau, l'ectoderme de la vésicule blastodermique présente une grande épaisseur relative et un aspect tacheté, dû à des inégalités de cette épaisseur même. Bientôt l'ectoderme forme des saillies qui s'enfoncent,

(1) Le placenta des rongeurs. *Journ. de l'anat.*, 1889.

plus ou moins régulièrement, dans les glandes de la muqueuse utérine. A ce moment, l'ectoderme, dans cette région, se divise en deux couches, l'une superficielle, l'autre profonde. Dans la superficielle, les cellules ont perdu leur contour, si bien que cette assise ectodermique se résout en une masse protoplasmique continue et parsemée de gros noyaux proliférant par voie directe, vrai *plasmodium*, auquel Van Beneden donne le nom de *plasmodiblaste* et que Mathias Duval appelle *couche plasmodiale* (*symplaste de Laulanié*). La couche profonde est formée par des cellules épithéliales cylindriques se multipliant par karyokinèse : elle représente le *cytoblaste* de Van Beneden, la *couche cellulaire* de Mathias Duval.

Ce dernier donne le nom d'*ectoplacenta* au système épithélial formé par ces deux couches dont la plus superficielle est la plus importante. En effet, la couche plasmodiale s'épaissit, enveloppe les vaisseaux maternels de toute part ; la muqueuse utérine n'a plus sa couche épithéliale ; son derme est à nu ; les vaisseaux perdent leur gaîne endothéliale et le sang s'épanche dans des lacunes creusées dans la couche protoplasmique d'origine ectodermique.

L'ectoplacenta ainsi formé subit un véritable remaniement par l'apparition des vaisseaux allantoïdiens dans les villosités. Celles-ci sont secondaires. La pénétration des vaisseaux fœtaux dans l'ectoplacenta a pour effet de diviser la lame ectoplacentaire en lobes, qui se subdivisent en lobules ; enfin, les lobules se ramifient en colonnes ectoplacentaires à revêtement ectodermique. L'axe des co-

lonnes est occupé par du tissu mésodermique et les vaisseaux allantoïdiens. Les espaces, situés entre les colonnes, représentent des tubes, dans la lumière desquels circule le sang maternel, aussi peut-on les désigner sous le nom de *canalicules sangui-maternels*.

L'appareil que nous venons de décrire n'est pas définitif. L'ectoplacenta subit une résorption plus ou moins complète de ses éléments, si bien que les vaisseaux fœtaux arrivent à plonger directement et à nu dans le sang maternel. Dès lors le placenta est achevé.

Tels sont les faits principaux établis par les recherches de Mathias Duval sur le cobaye, le lapin et le rat. Ils sont confirmés par les travaux de Frommel (1888), de Strahl (1888-1889), de Hubrecht, de Keibel sur le hérisson. Ces auteurs ont pu donner des interprétations différentes; leurs dessins sont d'accord avec les planches de Mathias Duval.

Les descriptions de cet embryologiste ont encore une plus grande portée. E. Van Beneden (1) a retrouvé, sur la chauve-souris, le même processus formatif; enfin, en étudiant un œuf humain de quatre semaines, il a été amené à admettre, pour les villosités choriales de l'homme, un développement histologique, identique à celui des mêmes éléments chez la chauve-souris et chez le lapin.

Placenta des oiseaux. — Avant de quitter ce sujet, il convient d'ajouter un mot sur le *sac pla-*

(1) *Soc. de biologie*, 25 octobre 1888.

centoïde des oiseaux, décrit par Mathias Duval (1884) (fig. 66).

L'allantoïde (*AL*), dont le même auteur a bien montré l'origine entodermique en 1877, se déve-

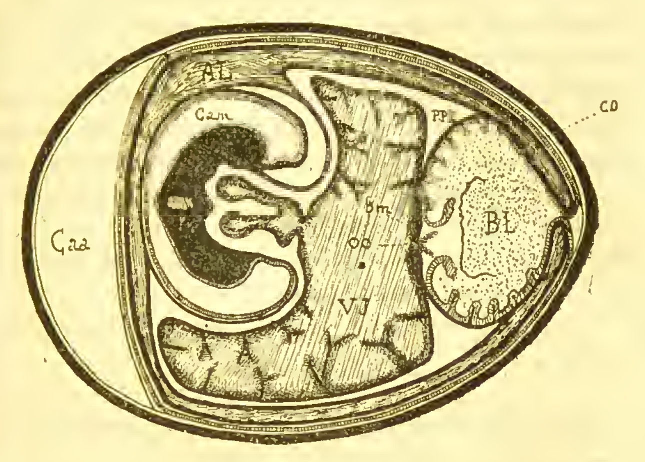


Fig. 66. — Coupe schématique d'un oeuf de poulet, vers le seizième jour d'incubation.

co. chorion; — *AL*, vésicule allantoïde, rattachée à l'embryon par un mince pédicule et étalée sur toute la surface du chorion; — *Cam*, cavité amniotique; — *VJ*, vitellus jaune; — *BL*, sac placentoïde; — *PPE*, cœlome externe; — *OO*, ombilic ombilical. (L'ectoderme, limité par le bourrelet ectodermique, s'étend sur la vésicule ombilicale, pour l'envelopper. Arrivé à l'hémisphère inférieur de l'œuf, le bourrelet ectodermique circonscrit un orifice qui est l'*ombilic ombilical.*) — *Caa*, chambre à air (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

loppe, chez le poulet, entre l'amnios (*Cam*) et le sac vitellin (*VJ*); elle s'accole au chorion (*co*), déborde l'embryon et, poursuivant sa marche entre le jaune (*VJ*) et la coquille, elle se dirige vers le petit bout de

l'œuf, par deux saillies en boudin. Le blanc de l'œuf se réduit de plus en plus et sa dernière portion persiste au niveau du petit bout de l'œuf (*BL*). Les deux saillies de l'allandoïde s'unissent, et forment, en entraînant le chorion autour de ce reliquat albumineux, un sac incomplet du côté du jaune. La paroi interne ou choriale (ce qui revient à dire ectodermique) de ce sac se hérisse de villosités qui plongent dans l'albumine qu'elles absorbent par les vaisseaux allantoïdiens. — Ce *sac placentoïde* est analogue au placenta des mammifères. Les villosités, au lieu de plonger dans le tissu maternel absorbent directement l'albumine qui s'est déposée autour de l'œuf dans l'oviducte.

VI. CORDON OMBILICAL

Le placenta est uni au fœtus par un cordon désigné sous le nom de cordon ombilical.

Configuration. — Examiné après l'accouchement, ce lien se présente sous l'aspect d'un cordon tordu en spirale, de la grosseur du petit doigt environ, et long en moyenne de 50 à 60 centimètres.

Sa surface, lisse et blanchâtre, est formée par un revêtement de l'amnios. Elle présente des nodosités.

Son volume, comme sa longueur, est d'ailleurs variable. On a distingué des cordons gras et des cordons maigres ; on en a vu de la grosseur du bras d'un enfant, d'autres sont égaux au volume d'une tige de plume d'oie.

La longueur varie de 14 centimètres à $1^m,16$

(Tarnier). On a pu en trouver de $1^{m},50$ et $1^{m},78$.

Les spirales sont plus ou moins accusées ; la torsion se fait le plus souvent à gauche. On a émis sur les causes de cette torsion des hypothèses nombreuses, dont aucune n'est satisfaisante.

Le cordon part de l'ombilic du fœtus pour aller s'attacher au placenta. Cette insertion se fait ordinairement au centre du placenta; elle est alors dite *centrale*. Elle est *marginale* quand elle se fait sur un point de la circonférence et le placenta est alors *en raquette*. Elle est *vélamenteuse* quand le cordon s'insère sur les membranes de l'œuf. Enfin, le cordon peut se bifurquer et prendre une double insertion.

Composition; structure. — Le cordon ombilical est constitué: 1° par une *gaîne;* 2° par un *stroma;* 3° par des *vaisseaux ;*

1° *La gaine* est formée par la paroi amniotique dont elle a la structure. Du côté de l'ombilic, la gaine de l'amnios se continue avec la peau du fœtus qui remonte à 1 ou 2 centimètres sur le cordon. Du côté du placenta, cette même gaine s'étend à la face inférieure de l'organe et se continue avec la paroi de l'amnios.

2° Le *stroma* est la *gélatine de Wharton*, tissu muqueux, variété du tissu conjonctif. On y trouve un réseau délicat de fibres conjonctives, tapissé par des cellules plates et dont les mailles sont remplies d'une substance fondamentale muqueuse.

Ce tissu présente des épaississements partiels qui correspondent aux nodosités.

3° Dans ce stroma, marchent les *vaisseaux*, les deux *artères ombilicales* qui apportent le sang du fœtus au placenta et la *veine ombilicale* qui ramène le sang du placenta au fœtus (fig. 63).

Les artères et la veine présentent, à l'intérieur, des replis semi-lunaires dus à un plissement de toute la paroi vasculaire. Ces espèces de valvules ne s'opposent au passage du sang dans aucun sens.

Les artères offrent à l'extérieur des dilatations moniliformes et des rétrécissements. Elles décrivent *des tours de spire autour de la veine.*

Par anomalie, on peut trouver 2 ou 3 veines, 1 ou 3 artères. On a décrit des *vasa propria*, provenant des vaisseaux ombilicaux.

Les *lymphatiques* du cordon, admis par Fohmann, sont niés par Sappey.

On a observé des *filets nerveux* venant du fœtus et s'avançant jusqu'à 10 ou 11 centimètres dans le cordon.

Évolution embryonnaire. — Le cordon ombilical n'arrive que peu à peu à l'état de complet développement que nous venons de décrire.

Remontons aux premiers stades. Le futur ombilic fœtal est d'abord occupé par le canal omphalo-vitellin, qui fait communiquer la cavité intestinale de l'embryon avec la cavité de la vésicule ombilicale. Ce canal ne tarde pas à s'atrophier, à s'étirer, à se rompre même ; ses vaisseaux s'atrophient également et un cordon épithélial plein, qui disparaît bientôt, est son dernier vestige.

Mais, c'est le long des parois du canal omphalo-

vitellin que l'allantoïde s'est développée, et son pédicule renferme au début deux artères et deux veines *ombilicales.* Ces différents éléments sont compris entre les deux culs-de-sac de l'amnios, qui leur forme une gaine complète.

Au 4e mois, les vaisseaux omphalo-mésentériques et l'une des veines ombilicales ont disparu, il ne reste plus alors que les éléments du cordon déjà étudiés.

L'allantoïde laisse, quelquefois, comme trace, un cordon épithélial.

Pendant cette évolution, le cordon ombilical change d'aspect ; il présente au 2e mois des bosselures accentuées qui, au 3e mois, s'affaissent tandis que le cordon se contourne en spirale; il croît ensuite proportionnellement au volume du fœtus.

RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE (1).

Nous allons aborder l'étude du développement des appareils et des organes. Auparavant, il est utile de résumer cette première partie.

L'œuf des mammifères et par suite *l'œuf humain* nous ont présenté le schéma classique de la *cellule.*

Cette cellule-œuf est d'abord le siège de phéno-

(1) Les conférences autographiées, sur l'embryologie, de A. Prenant (de Nancy) nous ont été souvent utiles pour cette première partie.

mènes *karyokinétiques* ou *pseudo-karyokinétiques* qui caractérisent la *maturation de l'œuf*. Le résultat de ces processus est l'élimination d'une partie des éléments chromatiques de la vésicule germinative, probablement éléments mâles.

Puis la tête du spermatozoïde ou *pronucleus mâle* est venue s'ajouter au reste de la vésicule germinative ou *pronucleus femelle* (*Fécondation*).

Ce *nouveau noyau*, résultat de l'union d'éléments chromatiques mâles et femelles, est le *premier noyau de segmentation*.

Il se divise par karyokinèse ; le corps de l'œuf se divise lui-même pour produire deux cellules. La prolifération cellulaire continue et donne bientôt une masse cellulaire qui est le *blastoderme*.

Les formes primitives de *morula*, *blastula*, *gastrula* se retrouvent chez l'amphioxus, les oiseaux et les mammifères.

La *ligne primitive* est l'homologue du *blastopore*, et caractérise le *stade gastrula*.

Le blastoderme, d'abord disposé en *deux feuillets primaires*, l'un externe et l'autre interne, en présente un troisième, le *feuillet moyen*, qui naît de chaque côté de la ligne primitive et après l'apparition de cette ligne.

Les théories du *parablaste* et du *mésenchyme* nous ont montré que le feuillet moyen était formé de deux parties : une *intra-embryonnaire*, *axiale* ou *archiblastique*, l'autre *extra-embryonnaire*, *périphérique* ou *parablastique* se développant aux dépens d'une substance intermédiaire aux deux feuillets pri-

maires, substance désignée sous le nom de *mésenchyme*.

Ces trois feuillets formeront tous les organes.

Du *feuillet externe* proviennent l'épiderme et ses dérivés, les centres nerveux.

Du *feuillet interne*, l'épithélium intestinal avec toutes ses glandes annexes.

Du *feuillet moyen*, le tissu conjonctif et ses dérivés, le sang, le tissu musculaire, etc...

Le corps de l'embryon s'ébauche en se repliant sur lui-même.

Ce reploiement amène la formation de la *gouttière intestinale*, de la *vésicule ombilicale*, de l'*amnios*.

L'*amnios* se sépare de la paroi vésiculaire de l'œuf.

La nouvelle paroi de l'œuf est la *vésicule séreuse* ou *chorion secondaire*.

Le *chorion primaire* est la membrane vitelline.

Le *chorion secondaire* est vascularisé par l'*allantoïde*.

Une région de ce chorion vascularisé prend un développement énorme, tandis que le reste s'atrophie. *Le placenta fœtal* se forme aux dépens de cette région.

Le placenta fœtal se greffe sur la *sérotine* ou *placenta maternel*.

Les *caduques* forment l'enveloppe déciduale la plus externe de l'œuf.

DEUXIÈME PARTIE

ORGANOGÉNIE

CHAPITRE V

APPAREIL SQUELETTIQUE CENTRAL

I. DÉVELOPPEMENT DE LA COLONNE VERTÉBRALE

La vertèbre type (fig. 67), décrite par E. G. Saint-Hilaire en 1822, se compose d'un axe central formé par la notocorde (*Ch*) enveloppée d'une gaine cartilagineuse; de cet axe, partent en arrière l'arc neural (*Na*), en avant l'arc hémal (*Ha*). Une telle vertèbre se retrouve chez l'homme, pendant un certain temps de la vie embryonnaire, mais seulement, dans la région dorsale, où les côtes forment l'arc hémal.

Corde dorsale. — Le premier élément du rachis est la *corde dorsale* ou *notocorde* qui mérite le nom de *gubernaculum rachis;* autour d'elle, se développent les vertèbres. C'est l'axe primaire du squelette. La

corde dorsale persiste toute la vie chez l'amphioxus où elle constitue tout le squelette.

Son origine hypoblastique nous est déjà connue (voy. fig. 21, p. 45); nous savons qu'elle est contemporaine de la ligne primitive qui se montre vers le 12e jour.

Elle s'étend, depuis la région de l'apophyse basilaire et même du corps du sphénoïde, jusqu'à l'extrémité terminale du rachis, et divise ainsi le feuillet moyen en deux parties latérales et symétriques.

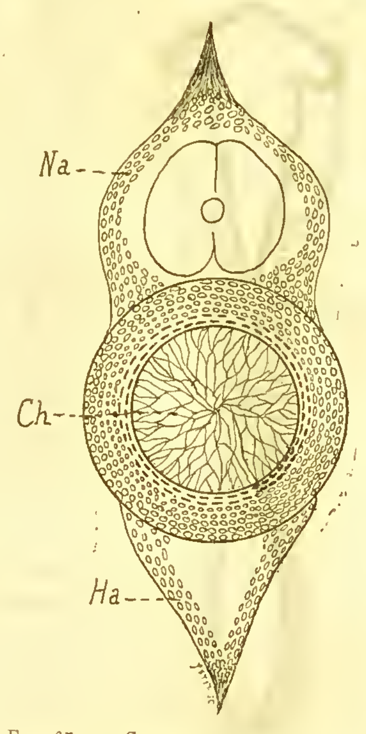


Fig. 67. — Coupe transversale de la colonne vertébrale d'un embryon de *scyllium*. Région caudale.

Ch, corde dorsale; — *Ha*, arc hémal; — *Na*, arc neural (d'après Balfour).

Structure de la corde dorsale. — C'est un cordon cellulaire plein, bientôt limité par une gaine hyaline. Entre le cordon et la gaine, s'étale une mince couche de liquide transparent et visqueux.

Protovertèbres; rachis membraneux. — De

chaque côté de ce cordon, sont les lames vertébrales.

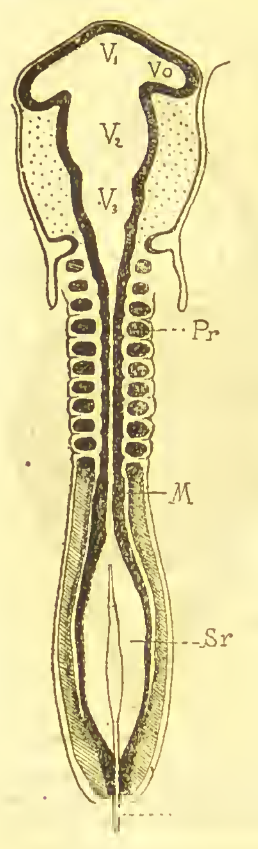


FIG. 68. — EMBRYON DE POULET DE TRENTE-SIX HEURES, VU EN SURFACE.

Nous supposons l'embryon couché sur le ventre. Les lames vertébrales subissent une segmentation transversale qui les divise en petites masses cellulaires cubiques disposées par paires tout le long de la corde dorsale. Ces segments sont les *protovertèbres* (fig. 68, *Pr*).

Si l'on examine une coupe transversale de cette colonne, à un stade un peu plus avancé (fig. 69), on observe, dans l'épaisseur de la protovertèbre, une *fente horizontale* (*F*) qui la divise en deux portions : l'une inférieure ou ventrale, la *protovertèbre proprement dite* (*Pr*), l'autre supérieure ou dorsale, la *lame musculaire* (*Lm*).

Les *protovertèbres proprement dites* engainent la corde dorsale, en bas, et envoient, en haut, des prolongements qui enveloppent la moelle;

Pr, protovertèbres; — *M*, canal médullaire; — *Sr*, sinus rhomboïdal; — *Lp*, restes de la ligne primitive; — V_1, V_2, V_3, vésicules cérébrales; — *Vo*, vésicule optique (demi-schéma d'après nature).

ce sont les *arcs membraneux* dont l'ensemble constitue la *membrane unissante supérieure* de Kölliker. Quand ce double engainement s'est produit (deux tubes superposés en donnent une idée exacte), les protovertèbres proprement dites se ressoudent de façon à former un double étui continu : l'étui inférieur représente les corps vertébraux; l'étui supérieur donne naissance aux arcs vertébraux ; l'en-

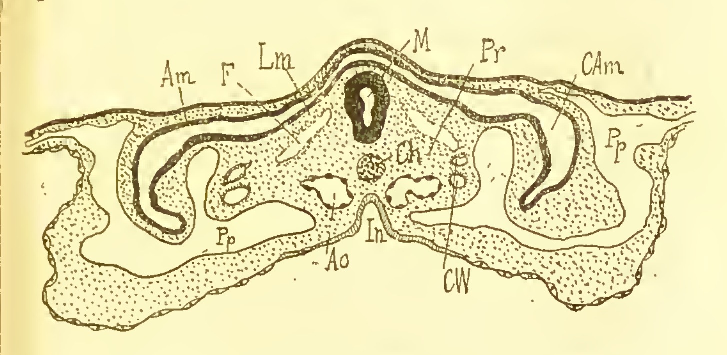


Fig. 69. — Coupe transversale d'un embryon de poulet de deux jours et demi (demi-schématique, d'après nature).

M, tube médullaire; — *Ch*, corde dorsale; — *In*, gouttière intestinale; — *Ao*, aorte; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale; — *CAm*, cavité de l'amnios; — *Am*, paroi de l'amnios; — *F*, fente divisant la protovertèbre; — *Lm*, lame musculaire; — *Pr*, protovertèbre proprement dite; — *CW*, corps de Wolff.

semble constitue le *rachis membraneux*. L'étui supérieur est interrompu par les ganglions rachidiens, au niveau des trous de conjugaison.

Vertèbres définitives. — Rachis cartilagineux. — Vers la 5e semaine, des zones de tissu cartilagineux se montrent dans les parois de la gaine

qui enveloppe la corde dorsale. Ces zones sont disposées régulièrement de chaque côté, tout le long de la corde dorsale, et empiètent même sur les arcs vertébraux membraneux.

La colonne paraît alors constituée par des segments clairs et des segments obscurs superposés. Cette apparence est due à une différenciation qui sera définitive : les segments clairs seront les corps des vertèbres, les segments obscurs seront les disques intervertébraux.

Cette nouvelle division ne correspond pas à l'ancienne division en protovertèbres. Les lames musculaires, qui ont persisté d'après l'ancienne segmentation protovertébrale, montrent que chaque protovertèbre s'est divisée en deux : la vertèbre définitive résulte de l'union de la moitié postérieure de la protovertèbre qui est en avant et de la moitié antérieure de la protovertèbre qui est en arrière.

Le disque correspond au milieu de l'ancienne protovertèbre proprement dite.

A la 7e semaine, tous les corps vertébraux sont cartilagineux.

La chondrification est plus tardive pour les arcs vertébraux membraneux. Elle ne sera terminée qu'au 4e mois. A ce moment, le canal vertébral, déjà clos dans la région dorsale, sera fermé aussi dans les régions cervicale, lombaire et sacrée.

Ossification. — A la fin du second mois, commence l'ossification du rachis. Elle débute dans les dernières vertèbres dorsales et, de là, s'étend en avant et en arrière.

Il y a, pour chaque vertèbre, trois centres d'ossification principaux ou *points primitifs :* un pour le corps, deux pour les lames. Les lames donnent naissance aux apophyses transverses et articulaires; à leur point de réunion, se trouve une masse cartilagineuse qui formera l'apophyse épineuse.

La soudure des lames entre elles se fait pendant la première année. Celle des lames avec le corps, de la 1re à la 8e année.

Nous n'énumérerons pas ici tous les points osseux primitifs et complémentaires des diverses vertèbres. Nous ajouterons seulement que l'ossification se fait lentement : les vertèbres du sacrum ne se soudent qu'à dix-huit ans. L'ossification du coccyx ne se termine qu'à cet âge.

Destinée de la corde dorsale. — Quand les vertèbres définitives apparaissent, la corde dorsale prend un aspect moniliforme; elle se renfle dans les espaces intervertébraux, s'effile dans le corps de la vertèbre (fig. 70).

La portion renflée perdra sa gaine et formera la substance molle et visqueuse qui occupe le centre du disque. A soixante ans, cette substance devient fibreuse et la corde dorsale ne laisse plus de vestiges.

Dans le corps de la vertèbre, la portion effilée de la corde se transforme en un axe de tissu compacte, au moment où se fait l'ossification du corps.

L'apophyse odontoïde de l'axis est traversée par la corde, qui se prolonge même dans le ligament suspenseur de l'apophyse; la notocorde disparaît,

cet endroit, de la 2e à la 3e année. Ces faits ont permis d'établir que l'apophyse odontoïde représente le corps de l'atlas. Au niveau du sacrum, la corde dorsale persiste jusqu'à l'âge de neuf à douze ans.

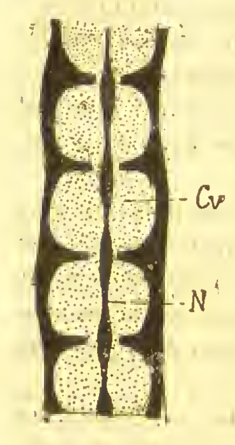


Fig. 70. — Coupe longitudinale de quelques vertèbres d'un embryon de huit semaines.

Cv, corps de la vertèbre ; — *N*, corde dorsale (d'après Kölliker).

Tel est le mode de développement de la colonne vertébrale. A un moment donné cette colonne présente chez l'embryon plus de vertèbres que chez l'adulte.

Vertèbres caudales. — On donne le nom de caudales aux vertèbres situées en arrière du sacrum, c'est-à-dire aux vertèbres coccygiennes. Le coccyx de l'homme adulte est formé par quatre ou cinq vertèbres ; celui du chimpanzé n'en a que deux ou trois.

On s'est demandé si, pendant la période embryogénique, l'homme ne présentait pas une *queue*, en réservant ce nom à un prolongement de la colonne vertébrale situé hors du tronc. Il est bien entendu que nous laissons de côté les divers appendices tératologiques siégeant à l'extrémité inféro-postérieure du tronc.

La réponse doit être affirmative. En 1885, Fol a montré, dans une note à l'Académie des sciences, que l'embryon humain, depuis l'âge de trois semaines jusqu'à celui de deux mois, est porteur d'un

appendice cylindro-conique qui se détache nettement de l'extrémité du tronc et dont l'axe est occupé par les vertèbres coccygiennes (fig. 83, 84, 85 p. 190 et 191). Il a établi aussi qu'à la 5e semaine, l'embryon humain possède un nombre de vertèbres supérieur à celui de l'adulte. Il porte, en effet, trente-huit vertèbres.

L'extrémité même de la queue est formée par la terminaison du tube médullaire.

A la 6e semaine, les 38e, 37e, 36e vertèbres se confondent, la 35e n'a plus de limites nettes. Un peu plus tard, l'embryon n'a plus que trente-quatre vertèbres, la 34e résultant de le fusion des quatre dernières. La queue est alors moins proéminente. Pour Fol, et il ne peut en être autrement, cet appendice transitoire doit être classé au nombre des organes qui rappellent le passé ancestral.

Malformations. — SPINA-BIFIDA OU HYDRORACHIS. — Le développement du rachis nous permet de comprendre le vice de conformation décrit sous le nom de *spina-bifida* ou *hydrorachis*. On désigne ainsi une fissure des arcs vertébraux, à travers laquelle font ordinairement hernie la moelle et ses enveloppes, accompagnées d'une certaine quantité de liquide.

Le spina-bifida se présente donc sous la forme d'une tumeur molle plus ou moins pédiculée. Il siège le plus souvent à la région lombaire, puis à la région cervicale, exceptionnellement au dos. C'est qu'en effet la région dorsale est la première à se fermer.

Mais il peut y avoir spina-bifida sans tumeur; alors, au niveau de la fissure, la peau s'arrête et s'unit à la dure-mère.

Cette lésion est due à un arrêt de développement ayant porté sur une ou plusieurs vertèbres. L'arrêt se présente sous plusieurs formes : 1° l'apophyse épineuse manque, les lames restent écartées ; 2° les lames se sont arrêtées dans leur extension en arrière, le canal reste ouvert ; 3° enfin le corps de la vertèbre peut être aussi divisé, affirmant ainsi sa dualité primitive.

L'arrêt de développement peut affecter, non seulement la portion osseuse, mais encore toutes les parties molles. Les crêtes dorsales ne se sont pas réunies. Alors la moelle, sous forme de gouttière non fermée, est baignée par les eaux de l'amnios.

A la *région coccygienne*, sur la ligne médiane, immédiatement au-dessus de l'anus, il est fréquent de constater les vestiges de l'ouverture des lames dorsales. Tout récemment, dans la séance de la Société de chirurgie du 31 juillet 1889, Desprès attirait l'attention sur ce point. Ces vestiges consistent en une *fente* de la peau. Il peut y avoir aussi inclusion épidermique, d'où kyste sébacé dont l'inflammation et l'ouverture peuvent laisser des *fistules*.

II. COTES ET STERNUM. — PAROIS THORACIQUES ET ABDOMINALES

Les côtes et le sternum se rattachent à la colonne vertébrale par le développement.

Côtes. — Les côtes sont des produits des protovertèbres qui pénètrent, à l'état membraneux, dans l'épaisseur de la paroi abdominale primitive.

Au 2e mois, ces bandes mésodermiques deviennent cartilagineuses comme les vertèbres. Elles s'avancent, en descendant vers la ligne médiane inférieure.

Avant d'avoir atteint la ligne médiane, les sept premières côtes, s'unissent, de chaque côté, en une bande cartilagineuse qui formera la moitié correspondante du sternum.

Les vertèbres lombaires émettent aussi des cartilages costaux rudimentaires qui se soudent aux apophyses transverses. Ce sont les apophyses costiformes. La première vertèbre lombaire émet quelquefois une véritable côte ; il existe alors treize côtes.

On peut trouver la même disposition dans la région du cou, au niveau de la 7e vertèbre cervicale. Les lames antérieures des apophyses transverses des vertèbres cervicales sont des côtes rudimentaires.

L'ossification commence, à la fin du 2e mois, par un point situé à l'angle de la côte.

La tête et la tubérosité s'ossifient par un point complémentaire qui se montre de huit à quatorze ans. A vingt-cinq ans, toutes ces parties sont soudées entre elles.

Sternum. — Les deux bandes cartilagineuses, unissant les sept premières côtes de chaque côté, sont les deux moitiés du sternum. Elles se soudent entre elles de haut en bas. La soudure peut être incomplète et le sternum présente alors une *fissure* au-

dessus de laquelle passe la peau. L'appendice xiphoïde se développe à part.

L'ossification débute au 6e mois de la vie fœtale. Il existe un point osseux pour le *manubrium*, un pour l'appendice; de quatre à treize pour le corps. Ces derniers se fusionnent en trois ou quatre segments volumineux.

Parois thoraciques et abdominales. — Les parois thoraciques et abdominales, d'abord confondues, forment ensemble la *lame ventrale primitive*. Celle-ci est constituée, de chaque côté, par l'ectoderme et la lame fibro-cutanée du mésoderme, c'est-à-dire par la somatopleure. Les deux lames ventrales tendent à se réunir sur la ligne médiane; la paroi primitive ainsi réalisée est connue sous le nom de *membrane unissante inférieure de Rathke.*

Les lames latérales mésodermiques, d'abord séparées des protovertèbres, ne tardent pas à se souder avec elles. Cette soudure faite, les protovertèbres envoient, dans la lame fibro-cutanée de la paroi thoraco-abdominale, sous la forme de prolongements, les différents produits des protovertèbres : côtes, muscles venant plus spécialement des lames musculaires et formant les muscles intercostaux et abdominaux, etc.

Les plans musculaires, visibles dès le 2e mois, atteignent la ligne médiane au troisième.

Cette pénétration des produits protovertébraux divise la lame fibro-cutanée en deux portions : une externe formant le derme cutané ; une interne constituant le feuillet fibreux pariétal de la séreuse.

La *région dorsale* se ferme par la juxtaposition, au-dessus du rachis, des lames musculaires qui forment les muscles spinaux. La lame fibro-cutanée, après son union avec les masses protovertébrales, envoie en arrière un prolongement, qui passe entre les lames musculaires et l'ectoderme pour former le derme cutané du dos.

III. DÉVELOPPEMENT DU CRANE

Il y a une grande similitude entre le crâne et le rachis, au point de vue du processus général de développement. Nous trouvons ici, comme pour la colonne vertébrale, trois états successifs : *membraneux*, *cartilagineux*, *osseux*.

Les deux premiers états sont souvent désignés collectivement sous la dénomination de *crâne primordial*.

I. **Crâne membraneux**. — A partir de l'endroit où commence l'extrémité céphalique, le feuillet moyen ne se divise plus en lames vertébrales et lames latérales; les masses mésodermiques ne subissent pas le clivage qui détermine l'apparition de la cavité pleuro-péritonéale.

Le mésoderme (fig. 71) forme donc, de chaque côté de la corde dorsale, une masse compacte désignée sous le nom de *lame céphalique* (*Me*).

Quand la corde dorsale n'existera plus (nous savons qu'elle finit vers le corps du sphénoïde), les deux masses latérales mésodermiques se mettront en continuité sur la ligne médiane.

Nous avons ainsi une division naturelle du crâne,

en portion située en avant de la corde ou *præcordale* (*Cpr*) et portion contenant la corde ou *cordale* (fig. 72).

1° PORTION PRÆCORDALE. — L'ectoderme épaissi se

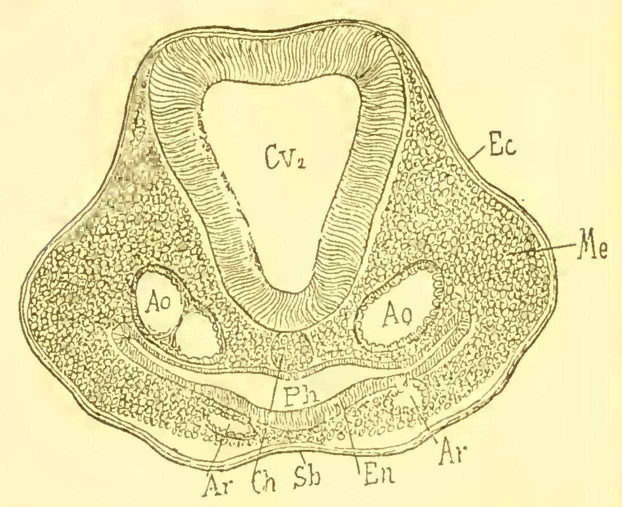


FIG. 71. — COUPE TRANSVERSALE DE LA TÊTE D'UN EMBRYON DE POULET AU DEUXIÈME JOUR.

CV_2, deuxième vésicule cérébrale ; — *Ch*, corde dorsale ; — *Ph*, pharynx ; — *Ao*, *Ao*, aortes ; — *Sb*, sinus buccal ; — *Ar*, arc aortique ; — *En*, entoderme ; — *Ec*, ectoderme ; — *Me*, mésoderme (d'après Kölliker).

déprime en gouttière et se ferme bientôt en un tube qui donnera naissance au cerveau (CV_2). De chaque côté de ce tube cérébral, les masses mésodermiques (*Me*,), unies sur la ligne médiane inférieure, envoient des prolongements qui tendent à se fusionner sur la ligne dorsale en formant la *membrane unissante*

supérieure, véritable capsule membraneuse pour les centres nerveux.

2° Portion cordale. — Le feuillet moyen est divisé en deux parties symétriques par la corde dorsale. Les lames céphaliques investissent la corde par le même processus que nous avons observé au niveau des protovertèbres, et elles envoient, en arrière, deux prolongements comme dans le cas précédent.

Flexion cranienne. — Piliers du crane. — Quand la capsule crânienne est ainsi complétée, la *portion præcordale* (*Cpr*, fig. 72), encore appelée portion *sphéno-ethmoïdale*, augmente considérablement de volume.

La voûte s'accroît

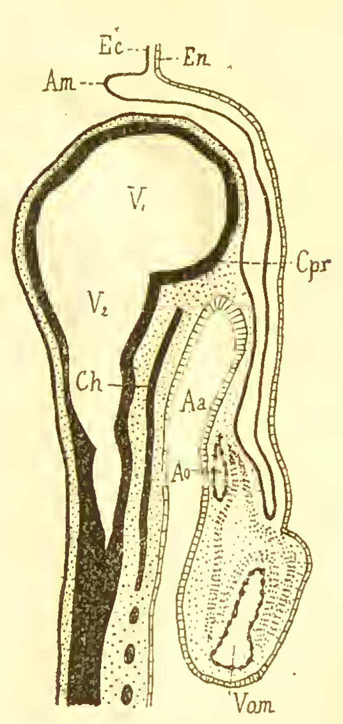


Fig. 72. — Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure d'un embryon de poulet a la quarantième heure d'incubation (demi-schématique).

En, entoderme de la vésicule ombilicale ; — *Ec*, ectoderme extra-embryonnaire ; — *Am*, repli amniotique ; — V_1, V_2, vésicules cérébrales ; — *Ch*, corde dorsale ; — *Aa*, aditus anterior ; — *Ao*, aorte et *Vom*, veine omphalo-mésentérique contenues dans le repli céphalique ; — *Cpr*, crâne præcordal.

plus rapidement que la base d'où résulte une *flexion* qui va s'accentuer très vite (fig. 73).

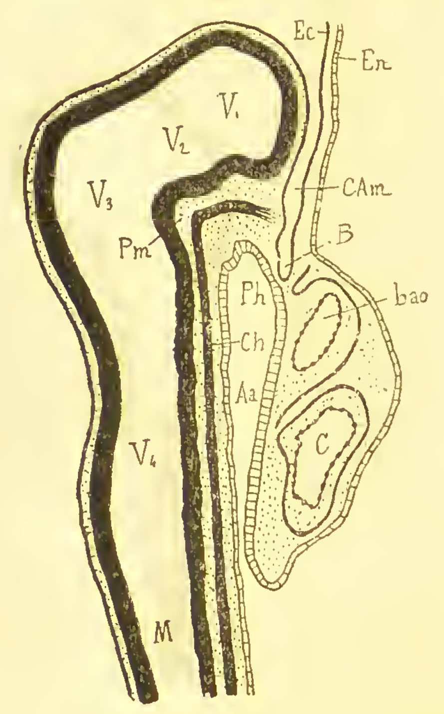


Fig. 73. — Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure d'un embryon de lapin de neuf jours et demi.

V_1, V_2, V_3, V_4, vésicules cérébrales; — *M*, moelle; — *Ch*, notocorde; — *Pm*, pilier moyen du crâne; — *En*, entoderme; — *Ec*, ectoderme; — *CAm*, cavité amniotique; — *B*, sinus buccal; — *Ph*, pharynx; — *Aa*, aditus anterior (dont fait partie le pharynx); — *bao*, bulbe aortique; — *C*, ventricule du cœur (demi-schématique dessinée d'après Kölliker).

Tout d'abord le segment præcordal est très court

par rapport au segment cordal, mais il prend bientôt un volume prépondérant.

A peu près au niveau de l'angle de flexion, sur la face interne de la paroi crânienne, on voit se produire un épaississement qui donne naissance à une

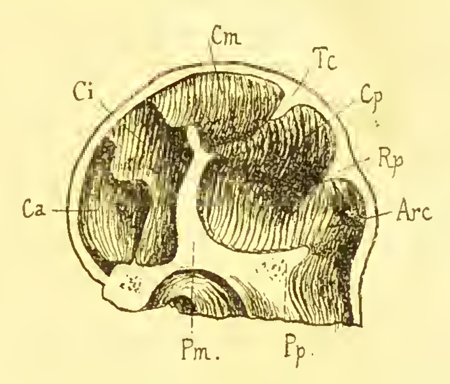


Fig. 74. — Coupe verticale du crane d'un embryon humain de huit semaines (d'après une figure de Kölliker grossie quatre fois).

Pm, pilier moyen; — *Pp*, pilier postérieur; — *Tc*, tente du cervelet; — *Rp*, repli des enveloppes; — *Ca*, *Ci*, *Cm*, *Cp*, *Arc*, fosses destinées à loger les cerveaux antérieur, intermédiaire, moyen, postérieur et l'arrière-cerveau.

cloison incomplète : c'est le *pilier moyen du crâne* ou *selle turcique primitive*. Kölliker appelle ce pilier moyen *pilier antérieur* (*Pm*, fig. 73 et 74).

En même temps que ce pilier se soulève, d'autres prolongements se dressent et subdivisent la cavité crânienne en compartiments correspondant aux divers segments du cerveau (*Tc*, *Rp*, fig. 74).

Parmi ces prolongements, signalons, avec Kölli-

ker, le *pilier postérieur* (*Pp*, fig. 74) qui est un des plus puissants.

Les piliers, cartilagineux à la base, sont formés, dans le reste de leur épaisseur, par un tissu muqueux très vasculaire qui se convertit plus tard, presque entièrement, en pie-mère.

Tel est le crâne membraneux. C'est une capsule entièrement close, excepté au niveau des orifices de sortie des nerfs et des vaisseaux. On trouve cependant, à l'union du crâne præcordal avec le crâne cordal, un orifice transitoire d'une autre nature; il est destiné à une invagination de l'épithélium buccal pour la formation de l'hypophyse. Cet orifice se ferme très vite et la capsule reprend sa continuité.

Le crâne membraneux n'est pas seulement destiné à former les parois osseuses. Il représente les rudiments de toutes les enveloppes du cerveau, duremère et pie-mère dont les piliers sont des parties transitoires ou durables. Il forme aussi les éléments mésodermiques du tégument externe : derme, muscles, etc.

II. Crâne cartilagineux. — La transformation en cartilage commence au 2e mois et s'achève au troisième. Cette chondrification est partielle. La voûte crânienne et une partie des parois latérales restent membraneuses.

La base presque tout entière devient cartilagineuse, et cette base cartilagineuse forme une masse d'une seule coulée. Tout ce qui formera l'*occipital*, les parties *pétreuse et mastoïdienne du temporal*, le

corps du sphénoïde avec les *grandes* et les *petites ailes*, *l'ethmoïde*, les *cartilages de la cloison nasale* et les *cartilages latéraux du nez*, est confondu en une masse uniforme, sans lignes de démarcation correspondant aux divisions futures des os ou des cartilages.

Certaines pièces, comme les osselets de l'ouïe, se développeront aux dépens d'un cartilage indépendant.

III. **Ossification du crâne.** — Cette ossification commence au début du 3e mois. Le premier point d'ossification est, pour les uns, sur la grande aile du sphénoïde (Cruveilhier), pour les autres, sur l'arcade orbitaire du frontal (Sappey).

Les os qui se forment aux dépens du cartilage primordial sont appelés *os primordiaux*. Kölliker désigne, sous le nom d'*os de recouvrement* ou *de revêtement*, ceux qui naissent du crâne membraneux.

1° Os primordiaux. — Le cartilage de la base du crâne n'est pas tout employé à faire des os ; une partie persiste (cartilage de la cloison du nez), d'autres portions disparaissent, comme les cartilages de la face qui précédent les parois osseuses des sinus.

Nous avons énuméré les os qui se forment aux dépens du cartilage basal. A la naissance, ces os sont ossifiés, à l'exception d'une mince couche de cartilage qui les sépare les uns des autres.

Nous ne passerons pas en revue tous les points d'ossification primitifs et complémentaires de chaque os ; cette énumération est dans tous les livres d'anatomie descriptive.

Nous nous contenterons de signaler quelques particularités.

Les divers points osseux de l'*occipital* sont soudés entre eux de la 6e à la 8e année.

Les points osseux du *sphénoïde* au nombre de 14, se rangent en deux groupes principaux, l'un antérieur, l'autre postérieur; du 3e au 7e mois, on peut distinguer un *sphénoïde postérieur* qui supporte les grandes ailes et l'aile externe des apophyses ptérygoïdes, un *sphénoïde antérieur* surmonté des petites ailes.

Du 7e au 9e mois, les deux sphénoïdes se soudent.

Le sphénoïde se soude à l'occipital vers l'âge de quinze à seize ans.

2° Os DE RECOUVREMENT OU DE REVÊTEMENT OU OS DE MEMBRANE. — Dans cette catégorie nous trouvons : le *segment supérieur de l'écaille de l'occipital*, l'*aile interne des apophyses ptérygoïdes*, les *cornets de Bertin*, les *pariétaux*, les *frontaux*, les *nasaux*, les *unguis*, l'*écaille des temporaux*.

Ces os se développent aux dépens d'une couche fondamentale membraniforme sans limites apparentes. On voit apparaître une foule de petits points osseux isolés d'où partent, en rayonnant, des lignes d'ossification qui ne tardent pas à s'unir entre elles.

Crâne à la naissance. — Fontanelles. — Au moment de la naissance, la base du crâne n'est pas complètement ossifiée ; la *lame criblée de* l'*ethmoïde*, l'*apophyse crista galli*, la *lame quadrilatère du sphénoïde* sont encore à l'état cartilagineux.

Les os de la voûte, sous forme de lames osseuses

flexibles, sont réunis entre eux par une membrane fibreuse. Au niveau des points de convergence des divers os, cette portion membraneuse est plus large ; on donne le nom de *fontanelles* à ces portions élargies.

On distingue les fontanelles *normales* et les fontanelles *anormales*.

1° Les fontanelles normales sont au nombre de six :

α. La *fontanelle supérieure et antérieure* ou *bregmatique* siège entre les deux angles supérieurs et antérieurs des pariétaux et les deux angles arrondis des deux moitiés du frontal. Elle est losangique et s'efface tard ; elle peut persister chez l'adulte.

β. La *fontanelle postérieure et supérieure*, triangulaire, est à l'angle de réunion de l'occipital avec les deux pariétaux. Elle disparaît dans la 2e année. On trouve, à son niveau, l'*os épactal* qui résulte de la soudure isolée de deux points osseux complémentaires de l'écaille de l'occipital, et dont l'existence n'est pas constante.

γ. Les deux *fontanelles latérales antérieures* ou *ptériques* tantôt triangulaires, tantôt quadrilatères, sont situées entre le frontal, le pariétal, l'écaille du temporal et la grande aile du sphénoïde.

δ. Les deux fontanelles *latérales postérieures*, qui se voient entre le temporal, le pariétal et l'occipital, ont souvent disparu à la fin de la gestation.

Ordinairement, les fontanelles latérales s'effacent dans le cours de la première année.

2° Fontanelles anormales. — Hamy, Le Courtois ont particulièrement étudié les fontanelles anormales, qui sont dues à des retards d'ossification.

Au-dessus de la racine du nez, on peut trouver la fontanelle *glabellaire* (3 fois sur 100).

La fontanelle *médio-frontale* est située entre les deux moitiés du frontal.

Sur la face interne de l'orbite, entre le frontal, l'os planum et la petite aile du sphénoïde se rencontre la fontanelle *orbitaire*.

La plus intéressante de ces régions membraneuses est la *fontanelle de Gerdy*, décrite par ce dernier en 1837, appelée encore fontanelle *sagittale* ou *incisure pariétale* de Broca, qui l'a étudiée en 1875. C'est une zone membraneuse mesurant 1 centimètre de long sur 12 à 13 millimètres de large et siégeant, sur la suture sagittale, au niveau des trous pariétaux. Broca a montré que le pariétal se développe par des radiations osseuses que l'on peut distinguer en antérieures et postérieures. Entre ces deux groupes, est une incisure due à l'écartement des fibres osseuses. Cette incisure peut persister; d'où la fontanelle sagittale. Elle disparaît, le plus souvent, en laissant, comme trace, le trou pariétal qui peut être double sur chaque os. Les trous pariétaux manquent souvent; ils ne représentent donc pas des trous vasculaires.

Vers la partie postérieure du trou occipital, on trouve, rarement il est vrai, la fontanelle dite *cérébelleuse*. A ce niveau, paraît un point d'ossification accessoire qui porte le nom d'*osselet de Kerckring;* la fontanelle serait due à l'absence ou à l'incomplet développement de cet osselet.

Les fontanelles disparaissent de bonne heure

et le crâne ne conserve de membraneux que les sutures. A quarante ans, la synostose commence pour se terminer à un âge variable.

Malformations. — Parfois, les os de la boîte crânienne restent minces et flexibles, séparés par de larges portions membraneuses. Cet état, qui est un arrêt d'ossification, est décrit sous le nom d'*aplasie.*

Une affection digne d'être signalée est l'*encéphalocèle congénitale* que quelques auteurs appellent encore *spina-bifida crânien :* une portion du cerveau ou du cervelet fait hernie à travers une ouverture du crâne. La tumeur siége le plus souvent à la région occipitale; puis, par ordre de fréquence, aux régions frontale ou fronto-nasale, au vertex et enfin à la base du crâne.

La pathogénie de cette malformation est fort obscure. Meckel et Serres font intervenir un arrêt primitif de développement des os du crâne; celui-ci serait trop petit pour le cerveau normal qui ferait hernie. Mais il paraît plus logique d'admettre le même mécanisme que pour le *spina-bifida* rachidien. Les lames mésodermiques, qui montent pour envelopper le cerveau, subissent un arrêt de développement. Dans cette hypothèse, la lésion se produirait tout à fait au début de la vie embryonnaire.

THÉORIE VERTÉBRALE DU CRANE

Dès le début de cette étude sur le développement du crâne, nous avons constaté une grande analogie

entre le crâne et le rachis, au point de vue embryogénique.

Il est naturel, dès lors, qu'on ait eu l'idée d'assimiler le crâne à une réunion de vertèbres modifiées par la forme du cerveau.

La théorie vertébrale du crâne, formulée par Gœthe en 1791 et par Oken en 1808, est généralement acceptée. Cependant, certains auteurs, comme Huxley, Gegenbaur, la repoussent. A la vérité, si l'on s'en tient à l'examen d'un crâne d'adulte, elle paraît tout d'abord difficile à justifier : il faut, en effet, voir les apophyses épineuses dans les grands os plats de la voûte; d'autre part, il s'est produit des soudures qui cachent les unités vertébrales primitives. Mais, en suivant le développement, on peut reconnaître dans le crâne les éléments vertébraux.

Comme au niveau du rachis, nous trouvons, dans le crâne cordal, la notocorde avec ses portions effilées et ses renflements, véritables disques intervertébraux. Le premier de ces disques est représenté par le ligament occipito-odontoïdien, qui offre un renflement cordal; le second est entre l'apophyse basilaire et le sphénoïde postérieur; le troisième, situé entre les deux sphénoïdes, disparaît très vite chez l'homme.

Pour le crâne antérieur ou præcordal, l'assimilation vertébrale est plus problématique, et, avec Mihalkowics et Kölliker, il nous semble qu'on ne doit voir en lui que le produit d'une prolifération du segment le plus antérieur du rudiment crânien primitif.

Les auteurs varient beaucoup sur le nombre de vertèbres que l'on peut admettre dans le crâne.

Gegenbaur, hostile à la théorie, dit qu'il devrait y en avoir dix, puisqu'il y a dix paires de nerfs crâniens assimilables aux nerfs rachidiens, l'optique et l'olfactif étant des expansions du cerveau. Mais il y a évidemment réduction du nombre des segments. Les trous de conjugaison se sont fusionnés et se sont réduits à deux : le premier représenté par la fente sphénoïdale, le second par le trou déchiré postérieur; il y a, de plus, des trous accessoires. Avec Cruveilhier et Sappey nous admettrons donc trois vertèbres crâniennes laissant persister entre elles deux trous de conjugaison.

1° **Vertèbre occipitale.** — Les diverses parties de la vertèbre sont ainsi représentées : corps, *apophyse basilaire;* canal, *trou occipital;* lames, *écaille;* apophyse épineuse, *crête et protubérance occipitale externe;* apophyses articulaires, *condyles;* apophyses transverses, *apophyses jugulaires;* disque intervertébral, *ligament occipito-odontoïdien;* trou de conjugaison, *trou déchiré postérieur;* le trou condylien antérieur est un trou accessoire.

2° **Vertèbre moyenne ou sphéno-temporo-pariétale.** — Ainsi composée : corps, *corps du sphénoïde postérieur;* canal, portion de la *cavité crânienne située au-dessus;* lames, *grandes ailes* et *temporaux* (*rocher*); apophyses épineuses, *pariétaux;* apophyses transverses, *apophyses mastoïdes;* trous de conjugaison, en arrière, le *trou déchiré postérieur* et la *fosse jugulaire;* en avant, la *fente sphénoïdale.* Le

pédicule de la vertèbre est la portion rétrécie comprise entre ces deux trous. Nous avons constaté la présence de disques fibreux entre l'occipital et le sphénoïde postérieur, entre les deux portions du sphénoïde.

3° **Vertèbre antérieure ou sphéno-frontale.** — Ses éléments sont les suivants : corps, *portion antérieure du corps du sphénoïde;* canal, *concavité du frontal;* lames, *apophyses d'Ingrassias;* apophyses épineuses, *les deux moitiés du frontal:* apophyses transverses, *apophyses orbitaires externes.* Nous connaissons le trou de conjugaison.

Nous n'insistons pas sur les vertèbres faciales dont l'existence n'est pas suffisamment justifiée.

CHAPITRE VI

APPAREIL BRANCHIAL. — DÉVELOPPEMENT DE LA FACE ET DU COU

Au niveau de l'extrémité céphalique, la portion axiale du mésoderme a envoyé, en haut, deux prolongements qui, en se réunissant, ont formé le crâne membraneux; nous avons retrouvé là une similitude exacte avec le mode de formation du rachis.

Cette masse mésodermique, qui correspond aux protovertèbres de la région rachidienne, émet aussi, comme elles, des prolongements inférieurs rappelant les côtes et tendant à se réunir sur la ligne médiane. Ces prolongements sont les *arcs branchiaux ;* ils limitent des espaces nommés *fentes branchiales.*

Chez un embryon humain de 3 à 4 semaines, que nous supposerons dans la station verticale, (fig. 75), on distingue, sur les faces latérales de l'extrémité céphalique, des fentes (*d*) qui vont en diminuant de largeur, de haut en bas. Elles ne se montrent pas en même temps; ce qui explique les opinions différentes des auteurs au sujet de leur nombre : les uns en décrivent 3, d'autres 4, d'autres enfin 5. Nous admettrons 4 *fentes branchiales* et 4 *arcs branchiaux.* Les quatre arcs limitent les trois pre-

mières fentes branchiales; la quatrième est entre le quatrième arc et les parois cervicales situées au-dessous. En avant, entre le premier arc et le bourgeon frontal, existe aussi une fente, la *fente fronto-orbitaire.*

Les arcs sont tapissés, en dehors, par l'ectoderme, en dedans, par l'entoderme. Sur leurs bords, se distribuent les arcs artériels venant de l'aorte (fig. 76) et certains nerfs crâniens, le trijumeau, le facial, le glosso-pharyngien, des rameaux du pneumogastrique. Tout cet ensemble constitue l'*appareil branchial* qui rappelle les branchies des poissons. A ce niveau, la cavité pharyngienne s'ouvre à l'extérieur par les fentes.

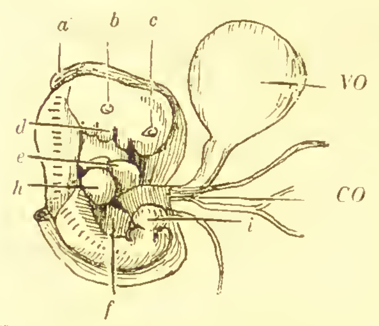


Fig. 75. — Embryon humain de quatre semaines, d'après Thomson (emprunté à Kölliker).

a, amnios ; — *b*, vésicule auditive ; — *c*, vésicule oculaire ; — *d*, appareil branchial ; — *e*, membre supérieur ; — *i*, membre inférieur ; — *h*, cœur ; — *f*, foie ; — *VO*, vésicule ombilicale ; — *CO*, cordon ombilical.

Cet appareil se retrouve chez tous les vertébrés, mais son existence est de plus en plus transitoire, à mesure que l'on s'élève dans la série.

Meckel le trouva chez tous les mammifères et l'admit hypothétiquement chez l'homme. Cette hypothèse devint une vérité, grâce aux travaux de Rathke et de Von Baer.

Chez les embryons humains étudiés par His et

âgés de 12 à 30 jours, le plus jeune n'avait que deux fentes; un autre, un peu plus âgé, en avait quatre. A la 4e semaine, les 4 fentes sont bien accusées et la dépression buccale déjà accentuée.

I. FORMATION ET ÉVOLUTION DES FENTES BRANCHIALES

Formation des fentes. — Le processus généralement admis est celui-ci : l'épithélium du pharynx prolifère, détermine une régression du mésoderme sous-jacent et vient se mettre au contact de l'ectoderme. Au-dessus et au-dessous de la fente produite, le mésoderme s'épaissit en bourrelet. Il est difficile d'admettre, avec Cadiat, pour expliquer l'apparition des fentes, que l'allongement de l'extrémité céphalique détermine un éclatement des tissus sur les parties latérales du cou.

D'après His, Born, Kölliker, Fol, les fentes branchiales ne font pas communiquer le pharynx avec l'extérieur. Elles ne sont jamais ouvertes. Du côté de l'épithélium pharyngien, on trouve une dépression ou *poche endodermale* au contact de laquelle vient se mettre un sillon *ectodermal* (Fol). Cependant Fol lui-même, Pierre de Meuron, Katschenko, Phisalyx (sur l'embryon humain) ont vu une véritable ouverture faisant communiquer l'ectoderme et l'entoderme.

Sur la ligne médiane, les fentes d'un côté ne communiquent pas avec celles de l'autre et sont séparées par une surface triangulaire, l'*espace mésobranchial* de His (fig. 76).

Évolution des fentes. — Les fentes disparaissent de bonne heure ; elles sont oblitérées à la fin du 2e mois. D'après Cusset et Ecker, il se produirait, à leur niveau, une prolifération épithéliale suivie de résorption et de soudure des bords. En somme, le processus d'oblitération n'est pas bien connu.

La *première fente* nous intéresse particulièrement. Son extrémité antérieure s'oblitère, tandis que son tiers postérieur persiste et forme, chez l'adulte, la trompe d'Eustache, la caisse du tympan et le conduit auditif externe. Si l'on supprime la membrane du tympan, l'on a un conduit qui fait communiquer le pharynx avec l'extérieur, une véritable fente branchiale. Cette première fente peut s'oblitérer sur une trop grande étendue, d'où *absence* ou *imperforation du conduit auditif externe* et lésions concomitantes de l'oreille moyenne.

Au moment de l'oblitération des fentes, il peut se produire des *inclusions épidermiques* qui donnent naissance à une variété de kystes, les *kystes dermoïdes* ou *branchiaux*. Ces kystes sont tapissés, sur leur paroi, par un épithélium pavimenteux, et renferment de la matière sébacée, des poils et autres productions épidermiques. Ils peuvent avoir un pédicule adhérent aux os et leur extirpation n'est pas toujours facile.

Dans certains cas, les fentes s'oblitèrent imparfaitement, d'où des *fistules branchiales* du cou. La fistule toujours latérale, simple ordinairement, quelque fois double, s'ouvre le plus souvent sur le bord interne du sterno-mastoïdien. L'orifice extérieur est

tapissé par une muqueuse. Le conduit flexueux remonte, en passant dans le voisinage de la grande corne de l'hyoïde, et s'ouvre dans le pharynx par un petit orifice. La fistule peut d'ailleurs être complète, borgne interne ou borgne externe.

II. ÉVOLUTION DES ARCS BRANCHIAUX

Nous ne décrirons que les trois premiers arcs, le quatrième étant rudimentaire chez l'homme. L'étude du premier est comprise dans la description du développement de la face.

1° DÉVELOPPEMENT DE LA FACE.

Le premier arc branchial, le plus rapproché de l'extrémité céphalique, est encore désigné sous le nom d'*arc mandibulaire*, d'*arc facial.*

La face se formera aux dépens de cet arc et aux dépens du *bourgeon frontal*, paroi antéro-supérieure de la cavité céphalique qui domine l'appareil branchial.

A. Bourgeon frontal.

Le bourgeon frontal occupe l'espace situé entre les deux vésicules oculaires. Il est d'abord unique (15e jour). Bientôt, son bord inférieur, qui forme la limite supérieure de la cavité buccale primitive, présente une échancrure à concavité infé-

rieure; du sommet de l'échancrure, part un sillon médian qui permet de distinguer, dans le bourgeon frontal *deux bourgeons frontaux latéraux* (*Bf*, *Bf*, fig. 76).

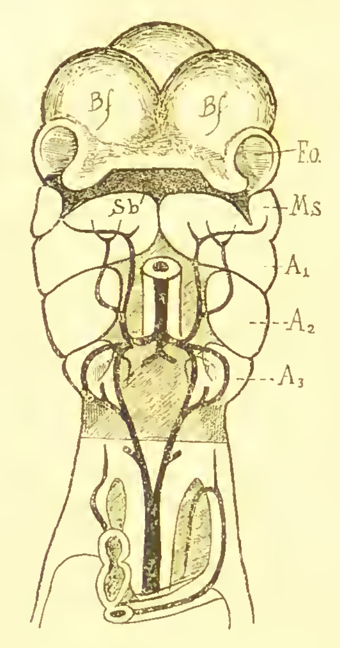


Fig. 76. — Tête d'embryon humain d'un mois et appareil branchial vus de face (d'après His, *Atlas*).

Bf, *Bf*, bourgeons frontaux latéraux ; — *Ms*, bourgeon maxillaire supérieur ; — A_1, A_2, A_3, les trois premiers arcs avec leur appareil artériel ; — *Sb*, sinus buccal ; — *Fo*, fossette olfactive.

A la quatrième semaine, une *fossette olfactive* (*Fo*) existe sur chaque bourgeon frontal latéral. Le bourgeon frontal latéral se trouve ainsi divisé, de

chaque côté, en deux parties : l'une interne, appliquée contre sa congénère du côté opposé, c'est le *bourgeon nasal interne* (*Ni*, fig. 78), l'autre externe appelée *bourgeon nasal externe* (*Ne*).

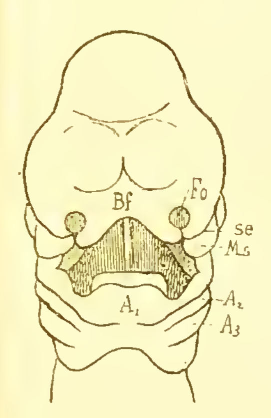


FIG. 77. — EMBRYON DE TRENTE JOURS (schéma d'après Coste).

Bf, bourgeon frontal ; — *Fo*, fossette olfactive ; — *Se*, sillon lacrymal ; — *Ms*, bourgeon maxillaire supérieur ; — A_1, A_2, A_3, premier, deuxième, troisième arcs branchiaux.

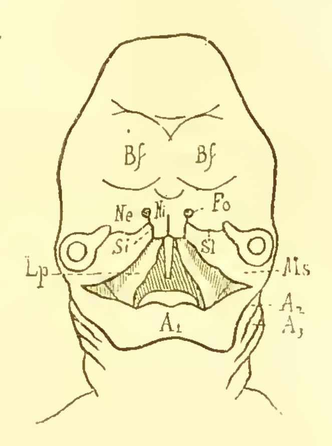


FIG. 78. — EMBRYON DE QUARANTE JOURS (schéma d'après Coste).

Bf, *Bf*, partie supérieure du bourgeon frontal ; — *Fo*, fossette olfactive ; — *Si*, sillon nasal ; — *Ni*, bourgeon nasal interne ; — *Ne*, bourgeon nasal externe ; — *Sl*, sillon lacrymal ; — *Ms*, bourgeon maxillaire supérieur ; — A_1, A_2, A_3, arcs branchiaux.

Chaque fossette olfactive communique avec la cavité buccale par un sillon passant entre le bourgeon nasal interne d'un côté, le bourgeon nasal externe et le bourgeon maxillaire supérieur (*Ms*) de l'autre ; c'est le *sillon nasal* (*Si*).

B. Premier arc branchial.

Le premier arc branchial est constitué par deux lames latérales qui viennent se réunir sur la ligne médiane, vers le vingt-cinquième jour, pour constituer le *maxillaire inférieur* (A_1).

Un peu avant que cette soudure soit réalisée, cet arc a émis un bourgeon secondaire, le *bourgeon maxillaire supérieur* (*Ms*) qui s'avance, de chaque côté, entre le bourgeon frontal et l'arc maxillaire inférieur (1).

1° BOURGEON MAXILLAIRE SUPÉRIEUR.

Au 40e jour, le bourgeon maxillaire supérieur est séparé du bourgeon nasal externe par un sillon étendu de la vésicule oculaire au sillon nasal, le *sillon lacrymal* (*Sl*, fig. 78). Le bourgeon maxillaire supérieur se développe d'une façon très active et, des parties latérales, gagne la ligne médiane de la face. Il s'accole d'abord au bourgeon nasal externe, avec lequel il se confondrait, d'après les anciennes données; il passe, de chaque côté, au devant du sillon nasal (*Si*) qu'il convertit en canal; les deux canaux ainsi formés sont les rudiments des fosses nasales. En même temps, il repousse, l'un contre l'autre, les deux bourgeons nasaux internes qui forment ainsi le *bourgeon incisif* (*Ni*).

Vers la 8e semaine, le maxillaire supérieur émet,

(1) Pour certains auteurs ce bourgeon se formerait aux dépens d'un arc branchial indépendant.

par sa face interne, deux lames, les *lames palatines* de Kölliker (*Lp*, fig. 78) qui tendent à se réunir pour se souder d'avant en arrière. En avant, elles s'écartent et, dans leur écartement, se loge le bourgeon incisif, qui est comme suspendu à la cloison des fosses nasales.

A la 9e semaine, la *voûte palatine* est formée; dès lors se trouve réalisée la division de la cavité buccale primitive en deux portions : l'une inférieure digestive, l'autre supérieure respiratoire ou nasale. La soudure du voile du palais sera plus tardive.

Le bourgeon maxillaire supérieur fournit encore un autre bourgeon, le *bourgeon ptérygo-palatin* qui se soude avec son homologue du côté opposé, pour donner naissance au *palatin* et à l'*aile interne de l'apophyse ptérygoïde* (Sappey et Kölliker); d'après Cusset, ce serait l'aile externe qui proviendrait du bourgeon ptérygo-palatin, opinion qui n'a pas prévalu.

En même temps que les parties osseuses de la face, les parties molles correspondantes se développent parallèlement.

Ossification. — On admettait, jusqu'à ces derniers temps, que les os provenant du bourgeon maxillaire supérieur étaient des os secondaires ou de revêtement, c'est-à-dire se développant sans l'intermédiaire du cartilage.

Dursy, Hervé (1884) ont montré que cette distinction entre le squelette basal du crâne et les os de la face n'est pas absolue. Hervé, en effet, a vu la

cloison nasale cartilagineuse, qui dépend du cartilage de la base du crâne, fournir, à sa partie supérieure, deux lames qui s'incurvent latéralement pour former la paroi externe des fosses nasales. C'est à la surface de ces lames, véritables maxillaires supérieurs cartilagineux, que se développent les maxillaires osseux. Le cartilage ne se transforme pas en os; il semble n'être là, d'une façon transitoire, que pour guider l'ossification.

Cinq points d'ossification se rencontrent dans le maxillaire supérieur. Le cinquième est le point incisif. Ainsi, l'os incisif ou *os intermaxillaire* se développerait par deux points d'ossification (Hamy), un de chaque côté. Il n'en est pas ainsi, et, comme l'histoire de cet os est intimement liée à celle d'une malformation assez fréquente, le bec-de-lièvre, nous insisterons un peu sur ce sujet.

Os intermaxillaire. — Bec-de-lièvre. — On donne le nom de *bec-de-lièvre* à une fissure congénitale des lèvres. Il s'agit d'un arrêt de développement, de la persistance, avec béance, d'une des sutures qui unissent les divers bourgeons de la mâchoire supérieure. De là un certain nombre de variétés.

Si les deux bourgeons incisifs ne se réunissent pas sur la ligne médiane, il en résulte un *bec-de-lièvre médian*, ce qui est rare.

La fissure, qui persiste le plus souvent, est à gauche de la ligne médiane et constitue le *bec-de-lièvre unilatéral simple*. Elle peut persister des deux côtés, le *bec-de-lièvre* est alors *bi-latéral*.

L'arrêt de développement peut, en même temps,

porter sur les os, soit d'un côté soit des deux à la fois, et alors, les deux os intermaxillaires, isolés, sont suspendus à la cloison des fosses nasales.

Les fissures, séparant les os incisifs des maxillaires supérieurs, se réunissent au niveau du trou palatin antérieur ; de là, elles peuvent se continuer, en arrière, par une fissure unique occupant la voûte palatine et le voile du palais. C'est le degré extrême du bec-de-lièvre connu sous le nom de *gueule de loup*.

D'après la théorie de Gœthe, qui a, l'un des premiers, établi l'existence de l'os intermaxillaire chez l'homme (1786), quand le maxillaire est intéressé, la fente passe entre la seconde incisive et la canine, c'est-à-dire entre le bourgeon incisif et le bourgeon maxillaire supérieur. Cette opinion n'est pas acceptée par tous les auteurs. Albrecht l'a combattue dans une série de mémoires sur l'os intermaxillaire et sur le bec-de-lièvre. Depuis 1879, cet embryologiste poursuit ses idées qui ont été soutenues, en France, par A. Broca (1).

D'après Albrecht, le bourgeon nasal externe ne s'arrête pas à l'aile du nez ; il continue à descendre et vient se placer entre le bourgeon nasal interne et le maxillaire, constituant ainsi l'intermaxillaire externe destiné à porter l'incisive latérale. On trouve, à ce niveau, cinq fentes : une médiane et deux latérales symétriques. L'os intermaxillaire est double, de chaque côté.

Cette théorie d'Albrecht paraît justifiée par l'exa-

(1) *Bulletin de la Société anatomique*, 1887.

men de la mâchoire supérieure normale d'un fœtus de six mois (fig. 79) (1). Les sutures sont, sur ce crâne, d'une grande netteté; les segments osseux sont encore séparés par une traînée de substance

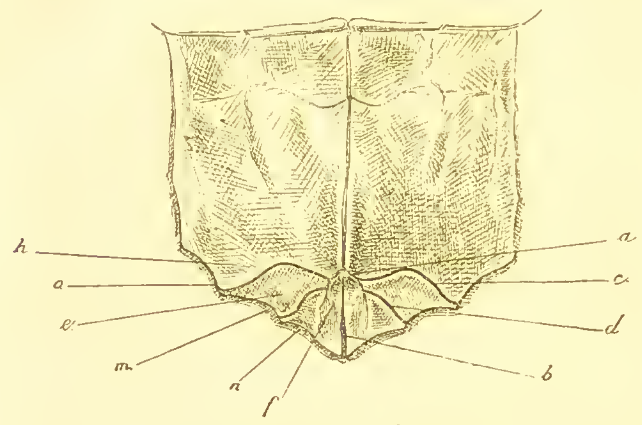


Fig. 79. — Voute palatine osseuse d'un fœtus de six mois.

a, suture endo-exognathique; — *b*, suture endo-endognathique; — *c*, méso-exognathique ou suture incisive; — *d*, endo-mésognathique ou suture d'Albrecht; — *e*, mésognathion; — *f*, endognathion; — *h*, exognathion; — *m*, alvéole de la deuxième incisive; — *n*, alvéole de la première incisive; — o, alvéole de la canine.

hyaline. De chaque côté de la ligne médiane, la mâchoire supérieure se décompose en trois pièces, celles-là mêmes qui sont désignées, dans le vocabulaire d'Albrecht, par les dénominations suivantes :

Exognathion (*h*) (maxillaire supérieur); *Mésognathion* (*e*) (intermaxillaire externe correspondant au

(1) Gilis. Os intermaxillaire quadruple. *Société anatomique*, *Paris*, 1888.

bourgeon nasal externe) ; *Endognathion* (*f*) (intermaxillaire interne, correspondant au bourgeon nasal interne). Les sutures, séparant ces divers segments, portent des noms correspondant à ces segments mêmes : sutures *endo-exognathique* (*a*), *endo-endognathique* (*b*), *méso-exognathique* (*c*), *endo-mésognathique* (*d*).

L'os incisif paraît donc composé, à ce stade, de quatre pièces.

Or, pour Albrecht, la fente du *bec-de-lièvre latéral compliqué* passerait, non pas entre l'incisive latérale et la canine (Gœthe), mais entre l'incisive moyenne et l'incisive latérale. Ce serait une persistance de la suture endo-mésognathique (*d*). A l'appui immédiat de cette théorie, viennent tous les cas de bec-de-lière double, avec bourgeon médian porteur des deux incisives moyennes, les deux latérales étant à côté de la canine, sur le bord externe de la fente. Ces cas se multiplient de jour en jour. Cependant il faut convenir qu'il existe des faits discordants : tantôt, la fente passe entre l'incisive médiane et la canine, à la place où devrait être l'incisive latérale absente; tantôt le bourgeon médian porte quatre incisives; sur le bourgeon maxillaire, on trouve ou l'on ne trouve pas d'incisive juxta-canine.

Les anomalies sont nombreuses dans cette portion du système dentaire. Pour Albrecht, quand on trouverait quatre incisives sur le bourgeon médian, les deux externes seraient deux incisives supplémentaires. Les incisives latérales seraient reportées

sur l'autre bord de la fente, à côté de la canine; elles peuvent manquer : dans ces cas, elles se seraient atrophiées et il n'y aurait qu'une justification apparente de la théorie de Gœthe.

L'examen des diverses statistiques de bec-de-lièvre montre que la théorie d'Albrecht se vérifie souvent. A. Broca rapporte vingt-sept cas qui lui sont favorables. Il paraît donc probable que la fissure du bec-de-lière compliqué, ouvrant la narine, passe entre l'incisive moyenne et l'incisive latérale.

Les travaux d'Albrecht ont provoqué de nombreuses discussions. Ses opinions sont vivement contestées par des embryologistes de grande autorité. His, Th. Kölliker, Biondi n'ont pas accepté les données d'Albrecht sur la disposition du bourgeon nasal externe et sur son rôle dans l'édification de la mâchoire supérieure. Ces auteurs semblent avoir établi que le bourgeon nasal externe ne descend pas assez bas, pour contribuer à la formation du rebord alvéolaire et de la lèvre supérieure; ces parties seraient constitués par le bourgeon nasal interne (os intermaxillaire) et le bourgeon maxillaire supérieur. Dès lors, l'état quadruple de l'os intermaxillaire serait fort douteux; il ne serait même qu'apparent et, d'après les derniers travaux de Biondi (1), de Warynski (2), cette apparence quadruple serait

(1) Lippenspalte und deren complicationen. *Archiv. de Wirchow.* 1888.

(2) Contribution à l'étude de bec-de-lièvre, *Archiv. Wirchow.* 1888.

due au mode d'ossification de l'os intermaxillaire.

Celui-ci se développerait par deux points d'ossification : l'un, occupant la face externe de l'os (*ci*, fig. 79) et se propageant ensuite à la face palatine (*op*, fig. 80); l'autre, supplémentaire (*pii*, fig. 80), formant la paroi postérieure de l'alvéole de l'incisive centrale et prenant part à la constitution du canal incisif; il correspondrait à l'endo-gnathion.

La suture endo-mésognathique ou suture d'Albrecht (*d*, fig. 79) est l'espace resté libre entre ces deux points d'ossification ; elle est constante, du cinquième au sixième mois, d'après Warynski. Avant cette époque, elle n'a pas ses caractères distinctifs ; après, elle disparaît, avec une rapidité variable, par l'accroissement des alvéoles.

La suture d'Albrecht ne représente donc pas un espace séparant deux pièces d'origine distincte; la fissure palatine du bec-de-lièvre ne lui correspond pas, et l'auteur revient à la théorie de Gœthe qui fait passer la fissure palatine entre l'intermaxillaire et le maxillaire (1).

Mais, il s'écarte de l'ancienne théorie, quand il

(1) Warynsky émet encore une opinion nouvelle sur la situation exacte de la suture exo-mésognathique ou suture incisive. Les partisans d'Albrecht et les partisans de l'ancienne théorie de Gœthe font passer cette suture entre l'alvéole de l'incisive latérale et l'alvéole de la canine. Pour lui, la suture incisive divise l'alvéole de l'incisive latérale en deux parties : l'une, plus grande, dépendant de l'intermaxillaire; l'autre, plus petite, se rattachant au maxillaire supérieur. Les dents incisives, chez l'homme, ne se développeraient pas strictement sur l'intermaxillaire.

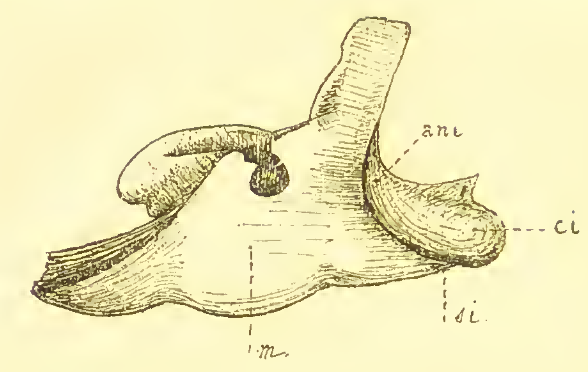


Fig. 80. — Maxillaire d'un embryon humain de deux mois et demi, vu par sa face externe.

m, corps du maxillaire; — *si*, suture incisive encore bien distincte; — *ci*, corps de l'intermaxillaire; — *ani*, apophyse nasale de l'intermaxillaire (d'après Warynski).

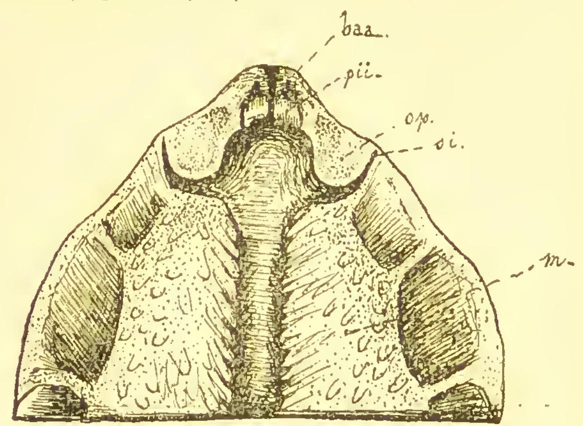


Fig. 80 *bis*. — Le même os vu par la face palatine.

m, maxillaire; — *si*, suture incisive; — *op*, ossification de la face palatine dépendant de l'ossification externe; — *pii*, point d'ossification du canal incisif de l'intermaxillaire; — *baa*, bord alvéolaire antérieur déjà ossifié (d'après Warynski).

s'agit d'interpréter le trajet de la fissure, sur la face antérieure de la mâchoire. Le bourgeon nasal externe, en effet, entrerait pour une part dans la formation de l'os intermaxillaire : il fournirait l'apophyse nasale externe de cet os (*ani*, fig. 80). L'apophyse peut s'ossifier par un point supplémentaire, se souder hâtivement avec le maxillaire. et la fissure passe alors entre l'apophyse nasale externe (bourgeon nasal externe) et le corps de l'os intermaxillaire (bourgeon nasal interne). Nous revenons ainsi, en partie, par ce fait, aux idées d'Albrecht.

Tout cela montre que cette question est loin d'être définitivement fixée. Il est des cas où la fissure passe par la suture incisive, puisqu'on trouve en dedans la suture d'Albrecht persistante (cas cité par Warynski). Mais, il en est d'autres où la fissure est en dedans de la suture incisive. En l'état actuel, il semble donc qu'on ne puisse pas donner une théorie unique du bec-de-lièvre latéral. Il est fort probable que chaque suture de cette région peut donner naissance à une variété de fissure.

En dehors de la région de l'os intermaxillaire, se présentent d'autres malformations.

La fente méso-exognathique ou fente incisive peut manifestement persister et donner naissance à une fissure faciale qui remonte jusqu'à l'œil, en passant à un centimètre environ de l'aile du nez qui est intacte (cas de Guersant).

La fente, qui sépare le bourgeon maxillaire supérieur du bourgeon maxillaire inférieur, se montre

quelquefois sous la forme de *fissures géniennes* congénitales remontant vers la région temporale ou vers l'angle externe de l'œil.

Entre le bourgeon maxillaire supérieur et le bourgeon orbito-frontal, se trouve aussi une fente (*fronto-orbitaire* de Cusset). Au moment de la soudure de ses lèvres, il s'y produit souvent des inclusions épidermiques, origine des *kystes dermoïdes* si fréquents de la queue du sourcil.

Pour terminer l'étude du premier arc branchial, énumerons les dérivés osseux de chaque bourgeon.

Le *bourgeon maxillaire supérieur* fournit : le *maxillaire supérieur*, *l'aile interne de l'apophyse ptérygoïde*, le *palatin*, le *malaire* et le *cornet inférieur*.

Du *bourgeon nasal externe* proviennent : l'*intermaxillaire externe* ou, tout au moins, l'*apophyse nasale externe* de cet os, l'*unguis* et les *os du nez*.

Le *bourgeon nasal interne* forme : l'*intermaxillaire interne* et le *vomer*.

Nous connaissons ainsi l'origine de tous les os de la mâchoire supérieure. Il reste à suivre le développement de la mâchoire inférieure, qui naît du bourgeon maxillaire inférieur.

2° BOURGEON MAXILLAIRE INFÉRIEUR.

Ce bourgeon, constitué par un blastème mou, part de la base du crâne, de la région du sphénoïde postérieur ; au 25e jour, les deux bourgeons sont réunis sur la ligne médiane.

A la mâchoire supérieure, d'après Hervé, le car-

tilage précède et dirige l'ossification des os ; un cartilage spécial, le *cartilage de Meckel* (*CM*, fig. 81), précède aussi l'os maxillaire inférieur.

Cartilage de Meckel. — Il a été découvert par

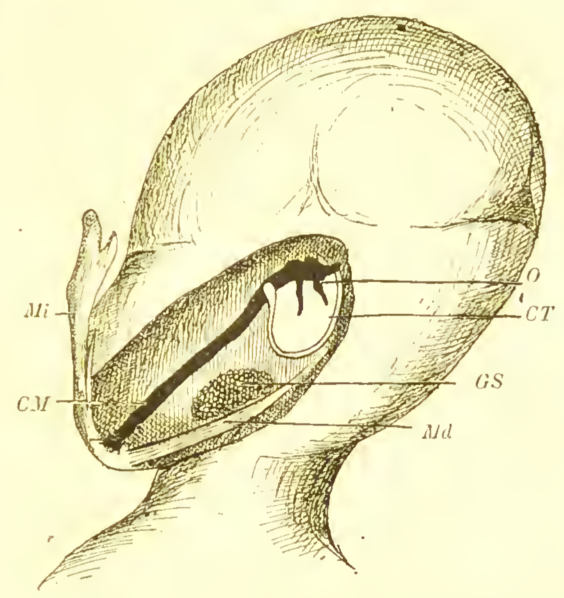


FIG. 81. — CARTILAGE DE MECKEL SUR UN FOETUS DE TROIS MOIS

Le maxillaire inférieur gauche (*Mi*) désarticulé a été déjeté en dehors. Le cartilage de Meckel (*CM*), détaché du maxillaire, repose sur les tissus de la région sus-hyoïdienne. Au-dessous de lui, on voit la glande sous-maxillaire (*GS*) encadrée par le muscle digastrique (*Md*). En arrière et en haut, cercle tympanal (*CT*) et osselets (*O*) unis au cartilage.

Meckel en 1825 ; on l'appelle encore *maxillaire inférieur temporaire*. Il a été étudié par Magitot et Robin en 1860.

Il se montre, vers la fin du premier mois, dès que les deux bourgeons sont soudés sur la ligne médiane; il disparaît, vers le 6e mois.

Sur un embryon de trois mois (fig. 81), il se présente sous la forme d'un cordon cartilagineux cylindrique, assez fort. Il sort de la cavité tympanique recouvert, à sa sortie, par la branche antérieure de l'anneau tympanique faiblement ossifié. Il passe en dedans de la parotide et de la carotide externe, pour gagner la face interne du maxillaire inférieur où il se place entre le maxillaire et le muscle ptérygoïdien interne. Le nerf lingual suit son bord interne; le nerf mylo-hyoïdien est sur le bord externe. Le cartilage s'applique ensuite à la face externe du muscle mylo-hyoïdien; il est alors superficiel, recouvert par la glande sous-maxillaire et le ventre antérieur du digastrique. Vers la ligne médiane, le cartilage se place sous la muqueuse linguale et vient se mettre en contact avec celui de l'autre côté.

Si l'on détache le cercle tympanal, on voit que le cartilage est adhérent à la tête du marteau.

Dans ce cartilage, il y a lieu de distinguer : une *portion postérieure* ou *intra-tympanique*, et une *portion antérieure* ou *extra-tympanique*.

1° PORTION INTRA-TYMPANIQUE. — Cette portion donne naissance à l'*enclume* et au *marteau*. Elle est l'homologue du *cartilage carré* des oiseaux, des reptiles et des poissons, cartilage qui devient l'*os carré*. Les vertèbrés qui possèdent l'os carré, n'ont ni enclume ni marteau. Chez eux, la chaîne des osselets est réduite à l'étrier.

Le marteau et l'enclume semblent s'enfoncer dans la première fente branchiale et se mettre ainsi en relation avec l'étrier dont nous verrons bientôt l'origine.

Les deux osselets sont, en apparence, formés au 6e mois; mais, du cartilage persiste longtemps dans leur épaisseur. L'apophyse grêle de *Raw* se forme dans le tissu conjonctif ambiant et s'unit ensuite au marteau.

2° Portion antérieure ou extra-tympanique. — A partir du 6e mois, cette portion s'atrophie. L'extrémité la plus antérieure du cartilage de Meckel se dilate, dès le 3e mois, et se confond, en s'ossifiant, avec la partie la plus antérieure du maxillaire inférieur. Un reste cartilagineux subsisterait cependant, jusqu'après la naissance, dans la partie de la symphyse qui regarde la cavité buccale; dans le cours de la première année, cette partie se confond avec l'os ou disparaît. La portion la plus reculée du cartilage devient, par transformation, le ligament sphéno-maxillaire de la mâchoire inférieure.

Ossification. — Dès la seconde moitié du 2e mois, le *maxillaire inférieur* se montre sur la face externe du cartilage de Meckel. Ce n'est d'abord qu'un rudiment imperceptible qui, dès le commencement du 3e mois, s'étale en gouttière sur la face externe du cartilage. En même temps, les apophyses se dessinent.

La lame interne se détache de la face interne de cette portion de l'os, au-dessus du cartilage de Meckel; elle se développe autour des vaisseaux et nerfs dentaires, en déterminant la formation du canal dentaire.

Il y a production de petites portions cartilagineuses, au niveau de l'apophyse coronoïde et de l'angle de la mâchoire. La tête articulaire est aussi précédée de cartilage; enfin, le cartilage de Meckel prend part à la constitution de la symphyse; le maxillaire inférieur n'est donc pas en totalité un os de revêtement.

Bec-de-lièvre de la mâchoire inférieure. — La soudure hâtive des deux bourgeons maxillaires sur la ligne médiane explique la rareté de cette variété de bec-de-lièvre. Cruveilhier en avait même nié la possibilité. Nicati et Bouisson ont montré qu'il existait. Il est toujours médian et la division peut aussi porter sur l'os (Parise).

Il faut peut-être également rapporter à l'évolution embryonnaire, l'existence de deux petits canaux s'ouvrant sur le bord libre de la lèvre inférieure et compliquant souvent le bec-de-lièvre de la lèvre supérieure.

2° DÉVELOPPEMENT DU COU.

Le cou se développe aux dépens des 2e, 3e et 4e arcs branchiaux.

Les trois arcs, que nous venons d'énumérer, sont encore décrits sous les noms de 1er, 2e et 3e *arcs pharyngiens*.

Deuxième arc branchial.

Le 2e *arc branchial* (A_2, fig. 76, p. 166) ou *stylostapédien* (*stapes* étrier), bien étudié par Reichert,

part de la région du sphénoïde postérieur. Le cartilage apparaît dans cet arc sous la forme d'une mince bandelette qui, de la partie antérieure de l'apophyse mastoïde, se dirige en bas, vers la ligne médiane où elle s'unit avec une portion du 3e arc (corps de l'hyoïde).

Le segment supérieur du cartilage donne naissance à l'*étrier*, le segment inférieur devient l'*appareil suspenseur de l'os hyoïde*.

1° **Étrier**. — De grandes divergences existent entre les auteurs sur l'origine de cet osselet. D'après l'opinion de Huxley et de Kölliker, la plus généralement acceptée, il proviendrait du 2e arc branchial qui formerait aussi la *pyramide* et le *muscle de l'étrier*.

Primitivement, l'étrier est en forme de massue solide; plus tard il se creuse d'un trou et prend son aspect définitif. Son ossification est plus tardive que celle des autres osselets et se fait, d'après Rathke, par trois points d'ossification.

2° **Appareil suspenseur de l'hyoïde**. — L'appareil hyoïdien a sa plus grande complexité chez les poissons, où il est en relation avec l'appareil respiratoire; par contre, les oiseaux, qui ont la langue toujours très grêle, présentent cet appareil réduit au minimum. Chez les mammifères, son développement est proportionnel à celui de la langue. Les solipèdes ont un appareil hyoïdien puissant ; le corps de l'os hyoïde est relié à la base du crâne par de fortes pièces osseuses.

Chez l'homme, le cartilage branchial donne, en haut, une première pièce, le *stylhyal*, qui devient

l'*apophyse styloïde*. Cette apophyse se soude plus tard au *temporal*, mais, dès le début, elle n'en fait pas partie. A cette première pièce, fait suite une seconde, le *cératohyal;* celui-ci s'ossifie et se fusionne avec l'apophyse styloïde vers l'âge de cinquante ou soixante ans. Puis, on trouve le *ligament stylo-hyoïdien* unissant le cératohyal à l'*apohyal*, future *petite corne de l'os hyoïde*.

Troisième arc branchial.

Le troisième arc a une importance moindre. Il ne devient cartilagineux que dans sa partie antérieure qui s'unit à la partie opposée, pour donner les *grandes cornes* et le *corps de l'os hyoïde*, (*basihyal*); celui-ci s'ossifie par un seul point d'ossification; chaque corne a un point osseux complémentaire. La soudure complète de l'os est réalisée à l'âge de quarante ou cinquante ans et même plus tard.

La partie postérieure de l'arc contribue à former une portion des parois latérales du cou et du pharynx avec le 4e arc. Ce dernier, rudimentaire chez l'homme, se retrouve chez les poissons avec toute son importance.

Dès le début, les arcs branchiaux se présentent comme de véritables côtes céphaliques. L'appareil suspenseur de l'hyoïde peut être comparé à des arcs costaux se réunissant à une pièce médiane, le corps de l'os hyoïde, sternum rudimentaire; le 1er arc donne naissance au maxillaire inférieur qui rappelle tout à fait un arc costal.

En dehors de ces formations normales, les arcs branchiaux peuvent laisser, dans la région du cou, des traces de leur état cartilagineux, des *nodules cartilagineux* que l'on retrouve chez l'adulte. Tout récemment, Poirier et Retterer présentaient à la société anatomique (1) deux petites cornes cartilagineuses, développées symétriquement sur le bord antérieur du muscle sterno-cléido-mastoïdien, recouvertes par la peau et se prolongeant profondément par un tissu fibreux qui se perdait au niveau de la partie interne de la gaine des vaisseaux carotidiens.

III. APPAREIL BRANCHIAL VU PAR LA FACE INTERNE

Faisons, sur l'extrémité céphalique d'un embryon de la 3e à la 4e semaine, une coupe transversale analogue à la coupe du pharynx que l'on pratique dans les dissections.

Sur le segment postérieur, on aperçoit la gouttière pharyngienne et la partie postérieure des arcs pharyngiens qui s'unissent en deux saillies longitudinales.

Le segment antérieur, examiné par sa face interne, offre des détails intéressants, bien décrits par His (2).

Le 1er arc branchial (fig. 82, 1) est soudé, sur la ligne médiane, avec son congénère.

Les deux seconds (2) se rapprochent, mais n'arrivent pas au contact.

(1) Avril 1889.

(2) His. W. Anatomie menschlicher Embryonen. *Atlas, I, Abtheil. Leipzig*, 1880.

Les deux troisièmes (3) demeurent encore plus écartés de la ligne médiane; les quatrièmes (4) sont séparés l'un de l'autre par une distance encore plus marquée. Les extrémités antérieures des arcs limitent donc un espace triangulaire à base inférieure, espace *mésobranchial* de His (Voy. fig. 76, page 66).

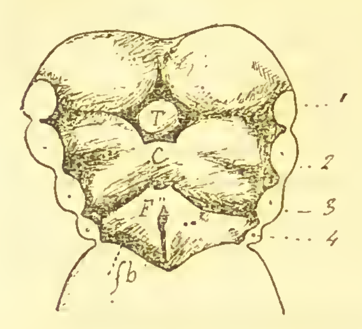


Fig. 82. — Appareil branchial vu par la face interne (d'après His).

1, 2, 3, 4, arcs branchiaux; — *T*, *tuberculum impar*; — *C*, pièce commune aux deuxième et troisième arcs; — *F*, *furcula*; — *fb*, *fundus branchialis*.

Les deux moitiés du second arc (2) se touchent par un point. Au-dessus de ce point de contact, parait une saillie arrondie : le *tuberculum impar* (*T*).

Les extrémités antérieures de la 3e paire (3) se portent en avant et forment, avec la seconde paire, une *pièce commune* (*C*) située au-dessous du tuberculum impar : c'est l'*origine de la base de la langue*.

La 2e paire branchiale forme l'*arc palato-glosse* et sépare la cavité buccale de la cavité pharyngienne.

Dans la 2e fente se développera l'amygdale.

A la partie inférieure de l'espace mésobranchial, s'élève une autre saillie, creusée en gouttière, dont les lèvres se prolongent vers la cavité thoracique. His lui donne le nom de *furcula* ou *fourchette* (*F*); la gouttière sera l'entrée du *larynx* et ses

lèvres seront l'*épiglotte* et les *replis épiglottiques*.

Entre l'extrémité inférieure de la *furcula* et l'extrémité interne de la 4e fente, on observe une dépression : le *fundus branchialis* (*fb*), origine du lobe latéral du corps thyroïde.

Le bord de la *furcula*, qui limite en dedans le *fundus branchialis*, est nommé *crista terminalis* et forme le *cartilage aryténoïde*.

Il importe de retenir cette nomenclature de His. Nous aurons à la rappeler.

CHAPITRE VII

DÉVELOPPEMENT DES MEMBRES

Nous étudions, à cette place, le développement des membres pour plusieurs raisons. D'abord, nous suivons l'ordre naturel de l'anatomie descriptive : les membres sont des appendices de la colonne vertébrale. L'embryogénie montre, en outre, qu'ils sont surtout constitués par des expansions mésodermiques. Jusqu'à présent, nous nous sommes occupés d'organes dans lesquels le mésoderme domine; il convient donc de continuer. Mais, en abordant l'étude des membres après celle de l'appareil branchial, nous sommes encore guidé par certaines idées de morphologie générale. En effet, Gegenbaur et A. Dohrn ont avancé que les membres des vertébrés doivent être considérés comme dérivant de branchies transformées. Dohrn a accumulé les arguments pour prouver que les vertébrés descendent d'ancêtres annelés dont chaque segment du corps était muni de branchies. Quatre de ces arcs branchiaux, placés aux points du corps les plus favorables pour la propulsion, se sont transformés et sont devenus les nageoires des poissons qui nous conduisent aux deux paires de membres des vertébrés supérieurs. Les autres arcs, disparus aujourd'hui, sont représentés par les côtes.

Nous ne pouvons que faire entrevoir l'étendue et l'intérêt du problème. L'étude des homologies entre les nageoires et les membres a provoqué beaucoup de travaux.

En 1886, Albrecht a même avancé, à ce sujet, une théorie curieuse. Des trois pièces de la nageoire abdominale, l'une disparaîtrait toujours, l'autre donnerait naissance au fémur qu'il appelle *ortho-fémur*, la troisième disparaîtrait le plus souvent; quand elle persisterait, elle formerait un *hémipéni-fémur* qui, en se soudant à celui du côté opposé, donnerait naissance à l'organe copulateur. Pour Albrecht, le pénis, que Dohrn comparait à une paire de branchies, a une valeur morphologique égale à celle des membres thoraciques et abdominaux.

I. ÉBAUCHE ET ORIENTATION DES MEMBRES

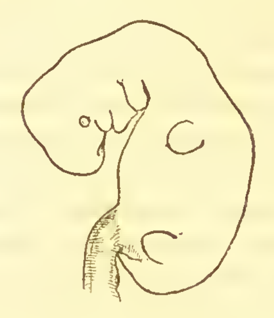
Vers la 3e semaine, un épaississement longitudinal, la *crête ou bande de Wolff*, apparaît sur les parties latérales du corps et à la ligne limite du dos et du ventre, en dehors des lames musculaires.

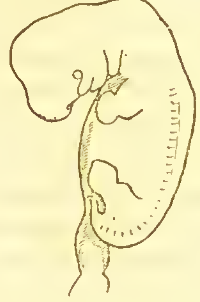
Aux extrémités de cette bande, se soulèvent deux bourgeons, première ébauche des deux membres. Les antérieurs ou thoraciques se montrent les premiers. D'abord arrondis, ces bourgeons s'aplatissent en s'étalant sur les parois ventrales de l'embryon; ils représentent ainsi de véritables palettes natatoires, qui seront la main et le pied (fig. 83).

A la 5e semaine, la main se distingue par un sillon, d'un segment plus petit, adhérent au corps (fig. 84).

A la 6e semaine, le bord de la palette est épaissi en un bourrelet, qui présente une saillie, à sa partie antérieure. C'est le *bourrelet digital;* la saillie est l'indice du pouce.

A la fin de la 6e semaine, quatre sillons, futurs





Formation des membres.

Fig. 83. — Embryon humain de la troisième a la quatrième semaine.

Les membres sont représentés par une palette (d'après His).

Fig. 84. — Embryon humain de la cinquième semaine.

Les membres sont séparés du tronc par un segment plus petit (d'après His).

espaces interdigitaux, divisent le bourrelet en cinq saillies, rudiments des doigts (fig. 85).

Dès le second mois, le segment intermédiaire à la main et au corps offre le premier vestige d'une division en deux articles (bras et avant-bras) (fig. 85) et une saillie se montre aux points où seront le coude et le genou.

Ces divers stades du développement se réalisent d'abord dans le membre thoracique, puis dans le membre abdominal.

Orientation des membres. — Au second mois,

quand les trois segments sont nettement séparés, les deux membres thoraciques et les deux membres abdominaux ont une attitude identique (fig. 85). Le coude et le genou sont en dehors. Le côté de flexion des quatre membres est ventral ; le pouce et le gros orteil, le radius et le tibia sont dirigés vers l'extrémité céphalique ; le petit doigt et le petit orteil, le cubitus et le péroné, vers l'extrémité caudale.

Dans cette position initiale, il est très facile d'établir une homologie évidente entre les os des membres : le radius est l'homologue du tibia ; le cubitus, l'homologue du péroné, etc.

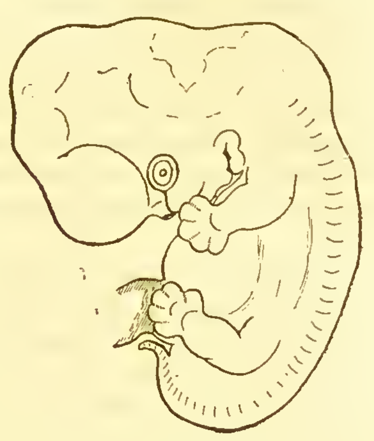


Fig. 85. — Formation des membres. Embryon humain de la septième a la huitième semaine.

Les membres ont encore la même orientation (d'après His).

Au commencement du 3e mois, les membres prennent leur orientation définitive, en exécutant, autour de leur axe, un *mouvement de rotation*, que Kölliker attribue aux phénomènes de croissance s'accomplissant dans les membres eux-mêmes.

Ce mouvement de rotation est de 90° pour chaque membre ; seulement, il est de sens contraire pour l'un et pour l'autre.

Pour l'humérus, la rotation est telle que la face de flexion ou *face ventrale* devient *antérieure;* par suite, le coude regarde en arrière, le pouce se porte en dehors, l'auriculaire en dedans. Au membre inférieur, la rotation exécutée est de sens contraire : la *face ventrale* ou face de flexion devient *postérieure;* le genou, de latéral, devient antérieur ; le gros orteil est en dedans, le petit orteil en dehors.

Les parties homotypiques des deux membres regardent donc en sens inverse; pour établir un parallèle entre elles, il n'y a qu'à faire exécuter à chaque membre un mouvement de rotation de 90°, en sens inverse de celui qui s'est produit chez le fœtus.

Ch. Martins arrive au même résultat en faisant subir à l'humérus une détorsion de 180°. Mais son procédé n'est pas d'accord avec ce qui s'est réellement passé. Il suppose que l'humérus a été tordu sur lui-même de 180°. Or, la *gouttière de torsion de l'humérus* ne mérite nullement son nom ; au 8ᵉ mois, la diaphyse de cet os est encore lisse et arrondie. La gouttière se forme, plus tard et peu à peu, par le dépôt de couches osseuses sur les lignes d'insertions musculaires.

Les membres étant ainsi ramenés à leur position initiale, les homologies s'établissent sans difficulté pour les os. Il est clair aussi que les muscles extenseurs du membre supérieur sont homologues aux fléchisseurs du membre inférieur, tandis que les fléchisseurs du premier correspondent aux extenseurs du second.

La *direction et la forme définitive du pied* s'établissent lentement. Hüter et Thorens ont montré que cette évolution était sous la dépendance du développement des os du tarse. L'astragale n'a sa forme définitive qu'à cinq ans. A trois ans seulement, le calcanéum prend un aspect rappelant celui du même os chez l'adulte. Les articulations sous-astragaliennes ne sont définitivement constituées qu'à l'âge de huit ans.

Origine du blastème des membres. — La couche la plus superficielle des membres est formée par l'épiderme embryonnaire. Un blastème mésodermique homogène, composé de cellules embryonnaires avec nombreux capillaires, se trouve dans cet étui ectodermique. Au milieu de cette masse, les divers tissus, cartilages, os, muscles, tendons, aponévroses..., etc. se différencieront, dès le 2e mois de la vie fœtale.

D'après Kölliker, ce blastème dériverait des lames latérales, par des proliférations localisées. Les vaisseaux et les nerfs naîtraient par pénétration et allongement de ceux déjà existants, avec participation de certains éléments des membres pour les vaisseaux.

Quant à la question de savoir si les protovertèbres envoient un prolongement osseux dans les membres, si les lames musculaires participent à la formation des muscles, ou si ces muscles naissent sur place, il n'est pas encore possible d'y répondre catégoriquement. Des auteurs de grande autorité ont, sur ces points, les opinions les plus opposées.

II. FORMATION DU SQUELETTE DES MEMBRES

Le squelette des membres comprend des os précédés de cartilage. Examinons d'abord ce premier état cartilagineux.

État cartilagineux. — D'après Kölliker, le squelette des extrémités apparaît sous la forme d'un blastème continu, dans lequel se différencient, du tronc vers la périphérie, cartilage par cartilage, articulation par articulation, tous les éléments de la charpente osseuse. Chaque cartilage est indépendant par rapport aux voisins, dont il est séparé par une ébauche de la future articulation. Ces rudiments squelettiques s'allongent en même temps que l'extrémité s'accroît.

Schenk (1) a vu les doigts représentés, sur deux embryons, par des traînées cellulaires rayonnantes et, chose remarquable, plus nombreuses que les futures extrémités digitales. Les traînées, qui ne doivent pas former des doigts, disparaissent. Leur persistance détermine la présence de doigts surnuméraires que l'on explique par l'atavisme. Un des embryons de Schenk présentait 9 traînées cellulaires.

Ossification. — Nous n'avons pas à suivre ici le processus histologique d'ossification. Quand le cartilage doit se transformer en os, il est pénétré par les vaisseaux sanguins, il devient *chondroïde*, puis il se calcifie (état *ostéoïde*) et enfin il s'ossifie.

Entre la diaphyse et les épiphyses des os longs,

1. Embryologie comparée des vertébrés, Vienne, 1874.

une bande cartilagineuse persistera longtemps. Décrite sous les noms de *cartilage juxta-épiphysaire*, *cartilage de conjugaison*, elle préside plus spécialement à l'accroissement de l'os en longueur. Sa présence, au niveau des extrémités des os longs, exerce une grande influence sur la pathologie de ces os.

Le cartilage ne précède pas absolument tous les os des membres. Retterer (1) a montré que la moitié inférieure des phalangettes s'ossifiait aux dépens d'une *susbtance préosseuse* de nature conjonctive, qui s'unissait ensuite à la moitié supérieure dérivant du cartilage.

Sans entrer dans l'énumération de tous les points osseux, nous nous contenterons de donner le tableau suivant emprunté à la thèse de Poirier (2).

Tableau synoptique des points d'ossification des os des membres.

	MEMBRE THORACIQUE.	MEMBRE ABDOMINAL.
Os ayant un seul point d'ossification........		Rotule.
	Scaphoïde....	Scaphoïde.
	Semi-lunaire .	Astragale.
	Pyramidal.	
	Pisiforme.	
	Trapèze......	1er Cunéiforme.
	Trapézoïde...	2e Cunéiforme.
	Grand os.....	3e Cunéiforme.
	Os crochu....	Cuboïde.

(1) Retterer. Le développement du squelette des extrémités et des productions cornées chez les mammifères. — *Th. de doct. ès. sc. Paris*, 1885,

(2) Développement des membres. *Ag.* 1886.

Os ayant deux points d'ossification........	Clavicule .... Métacarpiens. Phalanges....	 Calcanéum. Métatarsiens. Phalanges.
Os ayant trois points d'ossification........	Radius	 Péroné.
Os ayant quatre points d'ossification........	Cubitus	 Tibia.
Os ayant cinq points d'ossification........	....	Fémur.
Os ayant huit points d'ossification........	Humérus	
Os ayant neuf points d'ossification........	Scapulum.	
Os ayant douze points d'ossification........	....	Coxal.

Nous ne suivrons pas l'ossification dans chaque os. Il y a cependant certaines particularités à signaler.

Parmi les os ayant *un seul point d'ossification*, nous trouvons la *rotule*, le plus gros des os sésamoïdes; elle n'est point l'homologue de l'olécrâne.

La carpe de l'homme comprend huit os disposés sur deux rangées : *scaphoïde*, *semi-lunaire*, *pyramidal* et *pisiforme* en contact avec les os de l'avant-bras; *trapèze*, *trapèzoïde*, *grand os* et *os crochu* en rapport avec les métacarpiens. Chez les embryons de 2 à 3 mois, on trouve, en plus, un *cartilage central*. Ce cartilage, situé entre le scaphoïde d'un côté, le trapèze, le trapézoïde et le grand os de l'autre, disparaît au 4ᵉ mois, en se soudant avec la base du scaphoïde. Il est le vestige transitoire de l'*os*

central du carpe qui, dans la classe des mammifères, paraît faire défaut chez l'homme, le gorille et le chimpanzé. Wenzel Grüber (de Saint-Pétersbourg) et Leboucq ont cependant signalé de nombreux cas de persistance de l'os central chez l'homme; on doit donc le considérer comme un élément normal de la main typique.

Le *pisiforme* mérite aussi une mention spéciale. Cet osselet est considéré à tort, par quelques-uns, comme un os sésamoïde développé dans le tendon du cubital antérieur. L'anatomie comparée et l'embryologie montrent qu'il est le rudiment d'un sixième doigt (Gegenbaur).

Parmi les *os qui ont deux points d'ossification*, citons la *clavicule*. C'est le premier os du fœtus. Elle présente un point osseux avant le 30e jour. Elle est d'abord 5 ou 6 fois plus longue que l'humérus et le fémur. Au 3e mois, ces trois os sont égaux. Le point complémentaire est pour l'extrémité sternale.

Une question intéressante est soulevée à propos du *premier métacarpien et du premier métatarsien*. En se basant sur les points d'ossification, Rambaud et Renault, Retterer, ont avancé que le pouce et le gros orteil étaient formés de trois phalanges et manquaient de métacarpien ou de métatarsien.

D'autres admettent qu'ils sont formés seulement de deux phalanges et d'un métacarpien ou d'un métatarsien.

Enfin pour Sappey, le pouce aurait trois phalanges; la première se serait soudée avec le premier métacarpien atrophié.

Le point d'ossification de l'*astragale* paraît au 7e mois; celui de l'extrémité inférieure du *fémur* à la fin de la période fœtale. Ces deux points sont souvent recherchés en médecine légale.

L'ossification des autres os n'offre rien qui puisse nous arrêter.

III. DÉVELOPPEMENT DES ARTICULATIONS DES MEMBRES

Il est aujourd'hui généralement admis que les segments cartilagineux sont séparés les uns des autres par une couche intermédiaire de substance mésodermique, connue sous le nom de *bande articulaire*.

Au début, ce tissu intermédiaire présente la même épaisseur dans toute son étendue; mais, à la périphérie, il déborde les extrémités articulaires et leur forme comme un bourrelet.

La *fente articulaire* est produite par la résorption du tissu intermédiaire qui disparaît devant les extrémités osseuses revêtues de cartilage, marchant l'une vers l'autre jusqu'au contact. Les mouvements mécaniques interviennent ensuite pour l'achèvement définitif de l'articulation. La fente apparaît, ou au centre, comme dans les énarthroses, ou à la périphérie, comme au niveau des surfaces trochléennes (Retterer).

Les *fibro-cartilages* et les *ligaments intra-articulaires* se forment aux dépens de portions du mésoderme persistant entre les extrémités articulaires.

Les *ligaments péri-articulaires* proviennent des cel-

lules embryonnaires qui forment le bourrelet débordant les surfaces articulaires.

Les *synoviales* se montrent avec l'ébauche de l'articulation, mais leur revêtement endothélial n'est distinct qu'à partir du moment où les mouvements existent. Ce revêtement s'arrête au niveau des cartilages articulaires.

La nature de la couche cellulaire qui tapisse la face interne des surfaces articulaires a donné lieu à d'importants travaux. L'opinion de Herrmann et Tourneux, qui la considèrent comme de nature cartilagineuse, est généralement acceptée. Renaut a, en outre, décrit, à la surface des cartilages articulaires, une couche molle, *bande de Luschka*, constante chez le fœtus et qui, chez l'adulte, se détruit par les mouvements, à mesure qu'elle se forme. Cette couche serait constituée par des cellules cartilagineuses subissant incessamment l'évolution muqueuse.

On peut distinguer les articulations à l'état d'ébauche, de là 6e à la 8e semaine. Les fentes se montrent vers deux mois et demi. Au 4e mois, toutes les articulations sont constituées.

Malformations. — Les membres sont le siège fréquent de malformations. Leur développement peut être nul ou rudimentaire; dans ce cas, le membre avorté se dessine à peine comme un bourgeon : il y a *ectromélie* (μέλος membre; le mot ἔκτρωσις ajoutant l'idée d'avortement).

Le développement peut être limité à l'apparition

de la palette qui donne la main. Celle-ci, adhérente au tronc, rappelle le membre du phoque ; c'est la *phoeomélie*.

Dans l'*hémimélie* (ἥμισυς demi), la main est rattachée au tronc par un pédicule dont les segments se sont imparfaitement développés.

Nous avons vu les doigts, au début, sous forme de traînées cellulaires : ils peuvent ne pas se séparer, rester unis entre eux, c'est la *syndactilie*. Ils peuvent être plus courts qu'à l'état normal (*brachydactylie* (βραχύς court). Toutes ces déviations de l'état normal sont dues à des *arrêts de développement*. On peut aussi avoir des *excès de développement*. Nous avons déjà fait prévoir la possibilité de la *polydactylie*.

Il peut se produire des pertubations ayant amené la soudure anormale de certaines parties : du tibia et du péroné par exemple, etc.

Enfin, il est fréquent d'observer des *déviations congénitales : pied bot, main bote* qui seraient occasionnées, d'après Dareste, par des pressions anormales éprouvées par les membres contre l'amnios arrêté dans son développement.

CHAPITRE VIII

DÉVELOPPEMENT DU TUBE DIGESTIF

Au moment du reploiement de l'embryon, la *cavité intestinale primitive*, tapissée par l'entoderme doublé de la lame fibro-intestinale, se distingue de la cavité générale de la vésicule blastodermique.

Le tube intestinal est séparé de la somatopleure par la cavité pleuro-péritonéale (fig. 92, p. 219) qui s'arrête en avant, à l'endroit où commence l'extrémité céphalique (cou et tête). La partie supérieure du tube digestif ne sera donc pas comprise dans cette cavité.

Nous suivrons, dans la description de l'appareil digestif, l'ordre de l'anatomie descriptive.

I. CAVITÉ BUCCALE

Du 15e au 18e jour, une dépression de l'ectoderme apparaît, chez l'homme, au-dessous de l'extrémité céphalique, vers le point de réflexion de l'amnios (*B*, fig. 86).

Cette dépression ectodermique s'enfonce vers l'extrémité antérieure de l'*aditus anterior* (*Aa*). L'ectoderme s'adosse à l'entoderme et les deux feuillets épithéliaux accolés forment la *membrane prépharyn-*

gienne (*B-Ph*). Une fente se produit bientôt sur cette cloison, et ainsi se forme un *voile du palais primitif*

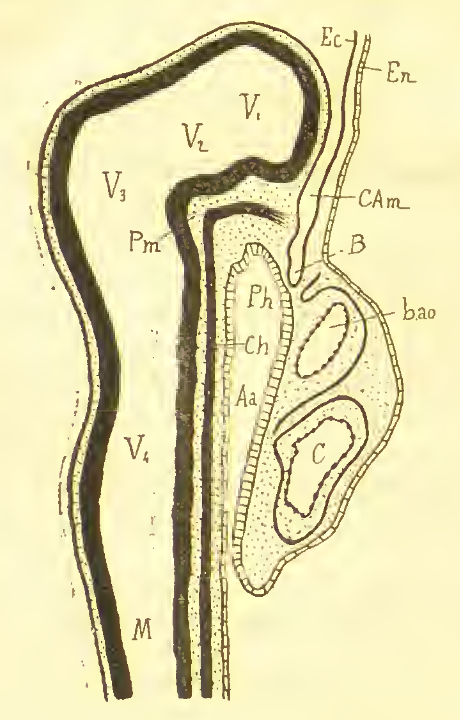


Fig. 86. — Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure d'un embryon de lapin de neuf jours et demi.

V_1, V_2, V_3, V_4, vésicules cérébrales; — *Ch*, notocorde; — *Pm*, pilier moyen du crâne; — *En*, entoderme; — *Ec*, ectoderme; — *CAm*, cavité amniotique; — *B*, sinus buccal; — *Ph*, pharynx; — *Aa*, aditus anterior (dont fait partie le pharynx); — *bao*, bulbe aortique; — *C*, ventricule du cœur (demi-schématique dessinée d'après Kölliker).

qui n'a rien de commun avec le voile du palais définitif. Ses parois disparaissent, en effet, et la cavité

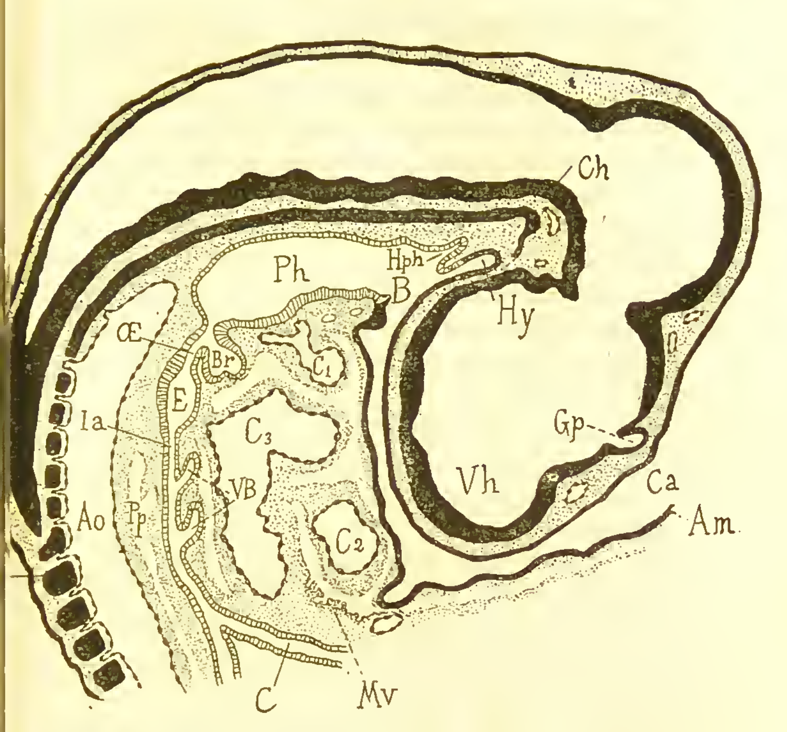


Fig. 87. — Coupe longitudinale d'un embryon de poulet du troisième au quatrième jour (demi-schématique d'après nos préparations et les dessins de Mathias Duval, *Atlas*).

Pr, protovertèbres; — *Ch*, notocorde; — *Ao*, aorte; — *Am*, paroi amniotique; — *Ca*, cul-de-sac céphalique de l'amnios; — *Vh*, vésicule hémisphérique; — *Gp*, glande pinéale; — *Hy*, hypophyse; — *Hph*, poche de Seessel; — *B*, cavité buccale communiquant avec le pharynx; — *Ph*, pharynx; — *Œ*, œsophage; — *Br*, bourgeon pulmonaire; — *E*, estomac; — *Ia*, intestin; — *VB*, bourgeons entodermiques, premiers rudiments des voies biliaires; — C_1, bulbe aortique; — C_2, ventricule du cœur; — C_3, oreillette; — *MV*, masses mésodermiques en rapport avec la formation du foie et du diaphragme; — *C*, canal omphalo-vitellin.

buccale communique largement avec le pharynx (*B*, fig. 87).

La bouche est alors circonscrite par des parties qui nous sont connues : en haut le bourgeon frontal, en bas le bourgeon maxillaire inférieur, sur les côtés les bourgeons maxillaires supérieurs (voir fig. 76, 77, 78, p. 166). Elle communique en haut avec les fossettes olfactives, et ces trois cavités confondues prennent le nom de cavité *bucco-nasale*.

Nous savons comment les *lames palatines* séparent la cavité nasale de la bouche proprement dite dès la 9e semaine.

Les parties postérieures des lames palatines forment le *voile du palais* dont les deux moitiés se réunissent dans le 3e mois. La luette apparaît après cette réunion.

L'origine ectodermique de la cavité buccale permet de comprendre pourquoi l'épithélium buccal est pavimenteux stratifié. La muqueuse dermo-papillaire présente la plus grande ressemblance avec la peau dont elle dérive.

Dans la cavité buccale, nous trouvons plusieurs organes : la langue, les amygdales, les glandes salivaires et les dents.

1° LANGUE.

Le développement de la langue a été diversement décrit. Nous suivrons l'exposé qu'en a donné His (fig. 82, page 186). Le 2e et le 3e arc branchial s'unissent en une pièce médiane commune (*C*) siégeant

entre le *tuberculum impar* (*T*) et la *furcula* (*F*). Cette pièce commune est l'origine de la base de la langue, qui se développe dans le pharynx, puisque le 2e arc branchial marque les limites postérieures de la cavité buccale; nous avons dit qu'il formait l'arc palato-glosse.

Le *tuberculum impar* fournit la portion buccale de la langue. Les deux rudiments linguaux se fusionnent suivant une ligne en forme de V, qui sera le V lingual avec ses papilles caliciformes. La langue est constituée au second mois.

2° AMYGDALES.

Les amygdales se développent au niveau de la 2e fente branchiale, en arrière de l'arc palato-glosse. Elles apparaissent au 4e mois, sous l'aspect d'une dépression fissiforme de la muqueuse. Ce cul-de-sac initial présente des dépressions ou cryptes secondaires. Les parois de ces cryptes s'épaississent et l'on voit s'accumuler des éléments cellulaires dans les mailles du tissu conjonctif entrant dans leur constitution. Des cloisons subdivisent ce tissu conjonctif en territoires distincts qui sont les follicules.

On considère donc les amygdales comme ayant une provenance mésodermique.

D'après Retterer (1), les amygdales ont une origine épithéliale pour leurs éléments essentiels; l'épithélium buccal présente d'abord un bourgeon plein

(1) Retterer. Origine et évolution des amygdales chez les mammifères. *Journal de l'anatomie*, 1888.

s'enfonçant dans le tissu mésodermique sous-jacent et émettant des bourgeons secondaires. Le tissu conjonctif et vasculaire, au lieu de circonscrire uniquement les acini glandulaires, pénètre entre les éléments épithéliaux qui perdent toute connexion avec la muqueuse pharyngienne. Un cloisonnement conjonctif achève le groupement en follicules. Il y a là intrication des éléments ectodermiques et des éléments mésodermiques.

Ce mode de développement se retrouve dans d'autres organes du groupe des glandes vasculaires sanguines, dans le thymus, dans le corps thyroïde dont le développement rentre ainsi dans le processus général de la formation des glandes.

Pour notre part, après avoir examiné les préparations de Retterer, nous nous rattachons à cette manière de voir.

3° GLANDES SALIVAIRES.

Les *glandes sous-maxillaires* apparaissent les premières, puis les *sublinguales* et enfin les *parotides*.

Leur début remonte au milieu du second mois ; elles sont bien constituées dès le troisième.

Le processus de développement que nous observons dans ces glandes en grappe s'applique à toutes les glandes en général. A l'origine, l'épithélium buccal prolifère et donne naissance à un bourgeon épithélial plein qui s'enfonce dans la muqueuse, en refoulant une couche mésodermique, paroi de la glande. Le bourgeon initial émet ensuite des bour-

geons secondaires et le bourgeonnement continue jusqu'à ce que l'organe prenne l'aspect d'un arbuscule élégant. Pendant ce temps, le tronc principal s'est canalisé pour constituer le canal excréteur, dont la lumière se propage jusqu'aux derniers bourgeons.

Les *glandes salivaires buccales* des lèvres, des joues, de la langue, du palais, se développent par un processus identique, mais elles se montrent plus tard, vers le 4e mois seulement.

Les *cryptes muqueux de la base de la langue* se développent comme les amygdales; une glande acineuse leur est annexée.

4° DENTS.

Il existe chez l'homme une *première dentition* avec les *dents de lait*, une *deuxième dentition* avec les *dents permanentes*. L'apparition des dents est précédée par la formation des *germes dentaires*.

1° **Formation des germes dentaires**. — Les germes dentaires des *dents de lait* (fig. 88, *A*, *B*) se montrent au 2e mois de la vie fœtale; ils sont constitués du 3e au 4e mois.

Le rebord gingival offre, au début, une prolifération de l'épithélium qui s'épaissit en une *crête dentaire* (1). Les cellules épithéliales, aplaties à la superficie, deviennent sphériques dans les couches sous-jacentes (4, 5) et sont limitées profondément par la ligne des cellules basales à aspect cylindrique (3).

La crête dentaire pousse, dans le derme sous-jacent, des bourgeons épithéliaux pleins, qui rap-

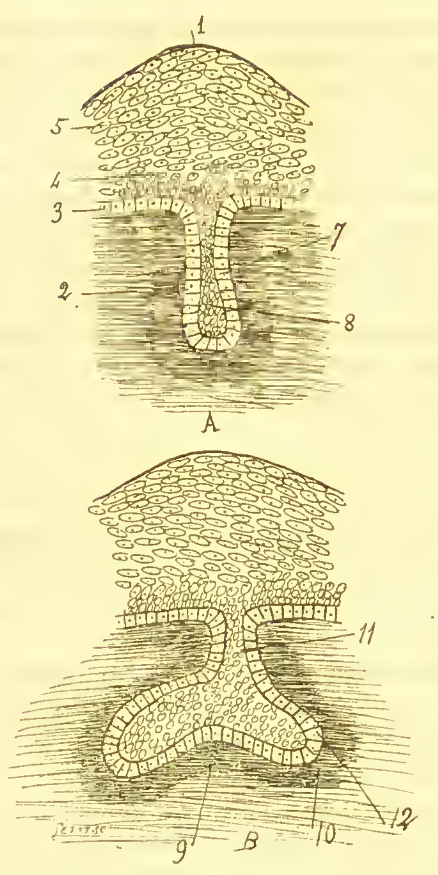


Fig. 88. — Développement des dents.

A, première ébauche de l'organe de l'émail. — *B*, apparition de la papille dentaire et du sac dentaire.

A. 1, crête dentaire; — 2, épaississement mésodermique; — 3, cellules basales; — 4, 5, cellules épithéliales sphériques; — 7, cellules basales limitant le germe dentaire; — 8, cellules arrondies du germe.

B. 9, rudiment de la pulpe dentaire; — 10, ébauche du sac dentaire; — 11, *gubernaculum dentis*; — 12, paroi externe du futur organe adamantin.

pellent le mode de développement des glandes; ces bourgeons, limités par la couche des cellules basales (7) et remplis par des cellules arrondies (8), forment l'*organe de l'émail* ou *organe adamantin* (12).

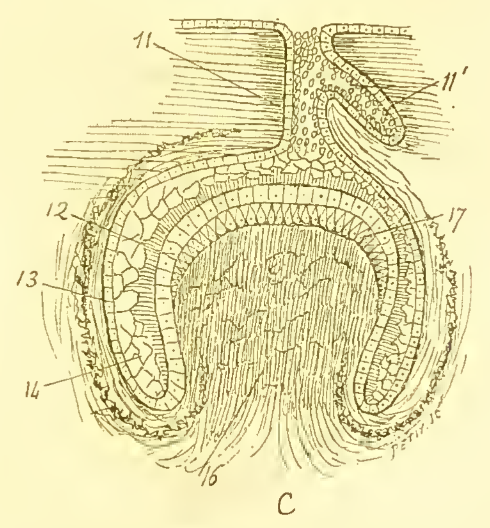


Fig. 89. *C.* — Développement des dents (suite).

Les différentes parties du germe sont ébauchées.

11, *gubernaculum dentis*; — 11' germe de la dent permanente; — 12, membrane de l'émail; — 13, couche externe de l'organe adamantin; — 14, pulpe de l'émail; — 16, pulpe dentaire; — 17, cellules dentaires.

Le chorion de la muqueuse (9) se soulève et refoule le bourgeon épithélial dont il se coiffe; le bourgeon offre alors l'aspect d'une cupule à deux feuillets, dont l'externe (13) est encore uni avec

12.

l'épithélium gingival par un cordon épithélial désigné sous le nom de *gubernaculum dentis* (11).

La portion de derme vasculaire ainsi soulevé forme la *pulpe dentaire* (fig. 89, *C*, et fig. 89, *D*, 16).

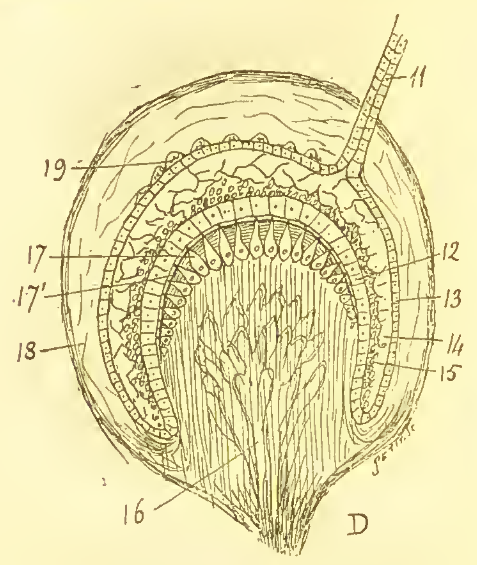


Fig. 89 bis. *D.* — Développement des dents (suite). Germe complètement formé.

11, *gubernaculum dentis;* — 12, membrane de l'émail ; — 13, couche externe de l'organe adamantin ; — 14, pulpe de l'émail ; — 15, membrane intermédiaire de Hannover ; — 16, pulpe dentaire ; — 17, cellules dentaires ; — 17', membrane préformative de Raschkow ; — 18, paroi mésodermique du sac dentaire ; — 19, saillies de la couche externe de l'organe adamantin. (D'après Beaunis et Bouchard.)

On peut alors distinguer dans l'organe adamantin : 1° une couche interne ou bulbaire constituée par des cellules prismatiques, *membrane de l'émail*

(12); 2° une couche externe (13) à cellules plus petites, hérissée de saillies (19); 3° une couche intermédiaire à cellules épithéliales déformées, c'est la *pulpe de l'émail* (14). La partie de cette couche qui est appliquée sur la membrane de l'émail forme la *membrane intermédiaire de Hannover* ou *matrice de l'émail* (15).

Dans la pulpe dentaire, nous trouvons aussi plusieurs zones distinctes. A la périphérie, on décrit une couche hyaline ou *membrane préformative de Raschkow* (17'); au-dessous, une assise de cellules allongées, granuleuses à gros noyau, ce sont les *odontoblastes* ou *cellules dentaires* (17) dont l'ensemble forme la *membrane de l'ivoire.*

Autour de ces divers éléments, le tissu conjonctif vasculaire se condense en un *sac* ou *follicule dentaire* (10-18) qui formera le périoste alvéolo-dentaire. La dent sortira de ce germe ainsi constitué.

2° **Formation des dents de lait.** — Les dents de lait prennent leur aspect définitif au 5e mois.

Les cellules dentaires exhalent un suc qui se calcifie et donne la substance fondamentale de l'*ivoire*, tandis que les ramifications des cellules forment les *canalicules dentaires.*

L'*émail* est aussi un produit de sécrétion des cellules de l'organe adamantin. Le liquide exhalé traverse la membrane préformative (17') et vient s'étaler à la surface de l'ivoire, où il se calcifie sous forme de prismes. La membrane externe et la pulpe de l'organe adamantin disparaissent ensuite; la cuticule de l'émail est formée peut-être par la mem-

brane préformative, bien plutôt par les restes atrophiés de l'organe adamantin.

Le *cément*, de nature osseuse, est un produit du périoste alvéolo-dentaire.

L'apparition de la racine et son accroisement déterminent l'éruption de la dent.

3° **Dents permanentes.** — Le germe des dents permanentes (11'), paraît, dès le 5e mois de la vie fœtale, comme bourgeon latéral du *gubernaculum dentis* (Magitot). Il présente la même évolution que celui des dents temporaires. Il est d'abord contenu dans le même alvéole; une cloison osseuse lui crée ensuite un alvéole particulier.

La formation de la dent ou ossification commence peu de temps avant la naissance et se poursuit pendant les 1re, 2e et 3e années.

La division multiple du bourgeon épithélial originel permet de comprendre la formation de germes plus nombreux que d'habitude et la possibilité d'une troisième dentition.

L'éruption des dents se fait d'abord à la mâchoire inférieure, puis à la mâchoire supérieure. Les dents symétriques sortent simultanément.

Voici un tableau résumant les époques d'éruption des diverses dents. Le médecin doit avoir, sur ce point, des notions précises.

Première dentition.

Incisives médianes	6 à 8 mois.
— latérales	7 à 9 mois.
Premières molaires........	12 à 14 mois.

Canines	15 à 20 mois.
Deuxièmes molaires	20 à 30 mois.

DEUXIÈME DENTITION.

Incisives moyennes inférieures	6 à 8 ans.
— — supérieures	8 à 9 ans.
— latérales	8 à 10 ans.
Premières molaires	9 à 11 ans.
Canines	10 à 12 ans.
Deuxièmes molaires	11 à 13 ans.
Troisièmes molaires	11 à 14 ans.
Dents de sagesse	18 à 30 ans.

II. PHARYNX ET ŒSOPHAGE (*Proenteron*).

La portion sus-diaphragmatique du tube digestif se distingue de la portion sous-diaphragmatique, non seulement par la ligne de démarcation établie par le diaphragme, mais encore et surtout, par une différence fondamentale dans la structure.

La première a une muqueuse dermo-papillaire à épithélium pavimenteux et stratifié, la seconde offre une muqueuse à chorion lymphoïde et à simple épithélium cylindrique. Au niveau du cardia, une ligne sinueuse et nette marque une brusque limite entre les deux muqueuses. Enfin, le pharynx et l'œsophage ont des muscles striés ; le tube intestinal n'a que des fibres musculaires lisses.

Toutes ces différences avaient entraîné certains auteurs à refuser à ces deux parties une origine identique. Robin et d'autres avec lui affirmaient que le *proenteron* provenait de l'ectoderme : l'inva-

gination ectodermique, qui avait fourni la cavité buccale, donnait, en s'enfonçant davantage, le pharynx et l'œsophage ; la portion sous-diaphragmatique du tube digestif provenait, seule, de l'entoderme.

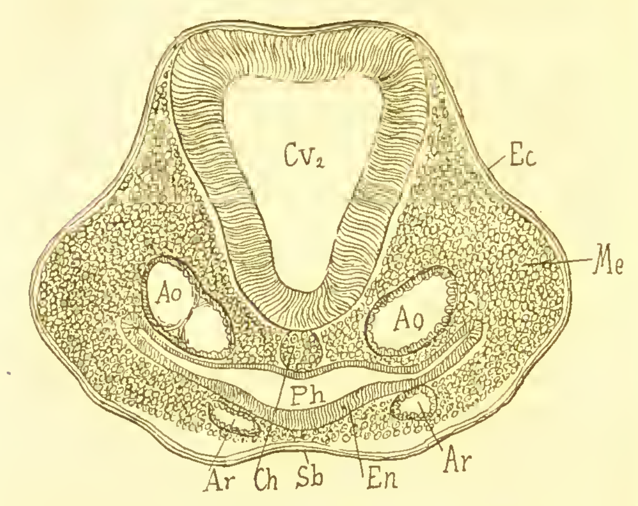


Fig. 90. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de poulet du deuxième jour.

CV_2, deuxième vésicule cérébrale ; — *Ch*, corde dorsale ; — *Ph*, pharynx ; — *Ao*, aortes ; — *Sb*, sinus buccal ; — *Ar*, arc aortique ; — *En*, entoderme ; — *Ec*, ectoderme ; — *Me*, mésoderme (d'après Kölliker).

Aujourd'hui, l'on admet généralement que le pharynx et l'œsophage sont formés aux dépens de l'entoderme et, plus particulièrement, aux dépens de l'*aditus anterior*.

Sur une coupe longitudinale d'un embryon (fig. 86, p. 202), on voit que la paroi antérieure de l'*aditus anterior* (*Aa*) est formée par le repli céphalique. Ce repli comprend les deux feuillets primaires de l'embryon,

entre lesquels ont pénétré les lames mésodermiques.

Si l'on examine une série de coupes transversales, on constate alors que le *proenteron* est en rapport,

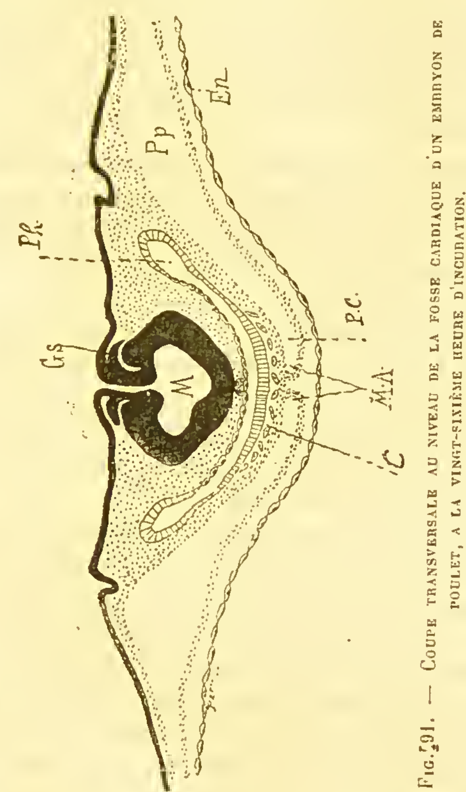


Fig. 91. — Coupe transversale au niveau de la fosse cardiaque d'un embryon de poulet, a la vingt-sixième heure d'incubation.

M, moelle; — *Gs*, ganglion spinal; — *Ph*, pharynx; — *En*, entoderme de la vésicule du jaune; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale; — *PC*, future cavité péricardique; — *C*, cellules cardiaques; — *MA*, mésocarde antérieur (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

en haut, avec l'appareil branchial et, plus bas, avec la paroi thoracique. Or, sur les coupes faites au niveau de l'appareil branchial, le mésoderme enveloppe le

pharynx sans se dédoubler (fig. 90); plus bas, on voit les lames latérales se diviser en deux feuillets et on retrouve la cavité pleuro-péritonéale (*Pp*, fig. 91).

Le *proenteron* est en rapport, en avant, avec la partie la plus antérieure de la cavité pleuro-péritonéale qui formera la cavité péricardique (*Pc*, fig. 91); par sa face postérieure, avec la notocorde et les protovertèbres.

Son extrémité supérieure, d'abord séparée de la cavité buccale par la membrane prépharyngienne, (fig. 86, p. 202), communique ensuite largement avec cette cavité, par suite de la disparition de la membrane (fig. 87, p. 203).

Au début, le proenteron est tout entier consacré au pharynx. Celui-ci, par son extrémité postérieure, donne naissance à deux tubes épithéliaux : l'un antérieur (*Br*, fig. 87, p. 203), rudiment de l'appareil respiratoire ; l'autre, postérieur, fait suite au pharynx et forme l'œsophage (*Œ*, fig. 87).

Reste maintenant à expliquer comment l'épithélium de l'œsophage et du pharynx se différencie de l'épithélium intestinal. Pendant la vie fœtale, la transition entre l'épithélium de l'œsophage et celui de l'estomac se fait graduellement. L'observation montre, en outre, que la future portion sus-diaphragmatique du tube digestif passe par une succession de formes épithéliales très différentes les unes des autres. Elle est d'abord, comme le reste de l'intestin, à épithélium pavimenteux simple, puis à épithélium cylindrique simple. Ensuite, l'épithélium devient cylindrique stratifié, cylindrique stratifié à cils vibra-

tiles, et enfin il est stratifié à type épidermique; l'épithélium cylindrique à cils vibratiles ne persiste que dans l'arrière-cavité des fosses nasales. Un épithélium pavimenteux stratifié dérive ainsi de l'entoderme.

L'allongement de la colonne vertébrale entraîne l'allongement du pharynx et de l'œsophage.

Les papilles et les glandes se montrent après le 5e mois.

A cette partie du tube digestif se rattache un organe annexe, l'*hypophyse*.

Formation de l'hypophyse. — L'*hypophyse* ou *corps pituitaire* est un organe du volume d'un pois, situé au niveau de la selle turcique, sous la tente de l'hypophyse. La tente est percée d'un trou par lequel passe la tige du corps pituitaire qui relie ce dernier au plancher du 3e ventricule.

Ce petit corps est composé de deux lobes, l'un antérieur ayant la structure d'une glande vasculaire sanguine, l'autre postérieur renfermant des éléments nerveux. Les deux lobes sont séparés par une cloison conjonctive.

Le lobe postérieur se rattache manifestement au système nerveux central dont il est un prolongement.

La provenance du lobe antérieur a été, au contraire, diversement interprétée : les uns y voyant une inclusion de l'extrémité antérieure de l'*aditus anterior*, les autres un diverticulum de la cavité buccale (*Hy*, fig. 87, pag. 203).

Cette dernière opinion a prévalu. Il ressort des récents travaux que l'invagination hypophysaire se fait, en avant de la membrane prépharyngienne,

dont les restes se voient entre *Hy* et *Hph* sur la figure 87. Le diverticule épithélial traverse le crâne membraneux; plus tard, quand le crâne est devenu cartilagineux, l'extrémité renflée du saccule hypophysaire est encore rattachée à l'épithélium buccal par un pédicule dont la disparition laisse, isolée dans le crâne, cette invagination de la muqueuse buccale.

La poche hypophysaire se met souvent en rapport avec l'extrémité coudée de la notocorde.

Seessel a montré encore qu'en arrière du diverticule qui vient d'être décrit, il se produit une poche accessoire (*Hph*, fig. 87, pag. 103); d'après l'auteur, elle pourrait être l'origine de la bourse de Luschka ou glande de Tornwald, cavité sacculaire s'ouvrant par un petit orifice sur la ligne médiane du pharynx, au niveau de l'apophyse basilaire. Nous n'acceptons pas cette origine ; la glande de Tornwald est, d'après nos recherches, un crypte amygdalien très développé.

III. ESTOMAC ET INTESTIN
(*Mesenteron*).

Cette portion du tube digestif, d'abord sous forme de gouttière, se ferme, dès la 3e semaine, en un tube qui communique avec la cavité de la vésicule ombilicale par le canal omphalo-vitellin (voir fig. 52, pag. 89).

Au début, l'intestin est simplement constitué par l'entoderme; mais les lames moyennes marchent rapidement l'une vers l'autre (fig. 90, pag. 214), entourent les aortes (*Ao*) et s'unissent au-dessous de

la notocorde (*Ch*). Cette union se fait suivant l'axe du corps et la portion du mésoderme ainsi formée est la *suture mésentérique*.

Mésentère primitif. — L'intestin s'éloigne en-

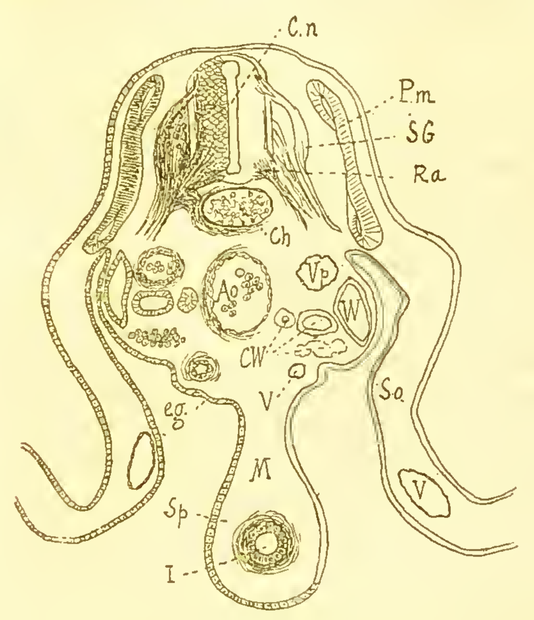


Fig. 92. — Coupe de la région lombaire d'un embryon de poulet, a la fin du quatrième jour d'incubation.

Cn, canal neural; — *SG*, ganglion spinal; — *Ra*, racine antérieure d'un nerf spinal; — *Ch*, notocorde; — *Ao*, aorte; — *Vp*, veine cardinale postérieure; — *W*, canal de Wolff; — *CW*, canalicules de Wolff; — *V*, vaisseau sanguin; — *I*, cavité intestinale; — *M*, mésentère; — *Sp*, splanchnopleure; — *So*, somatopleure; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale; — *eg*, épithélium germinatif (d'après Balfour).

suite de la colonne vertébrale; il y reste rattaché

par la suture mésentérique qui, étirée et allongée pour suivre l'intestin, donne naissance au *mésentère primitif* (*M*, fig. 92). Dans la partie thoracique, le tube digestif se détache peu du rachis ; le mésentère primitif y forme le médiastin postérieur.

ESTOMAC.

Le tube digestif est d'abord rectiligne et uniformément calibré. Vers la 3e semaine, on distingue déjà, sur son segment supérieur situé au-dessus du cœur, une *dilatation fusiforme, verticale*, premier rudiment de l'estomac (*E*, fig. 94).

Ce renflement stomacal est rattaché à la colonne vertébrale par la portion correspondante du mésentère primitif, qui prend le nom de *mésogastre postérieur* (*mp*, fig. 93 et *Mp*, fig. 101, p. 236). En avant, il conserve des adhérences avec la paroi ventrale et ces adhérences forment un véritable *mésogastre antérieur* (*Ma*, fig. 101).

Les choses étant ainsi disposées, l'estomac subit un mouvement de rotation et une incurvation sur lui-même.

Par suite du mouvement de rotation, qui se fait de gauche à droite, le bord postérieur vient regarder à gauche; la face latérale gauche devient antérieure, tandis que la face latérale droite devient postérieure ; le bord antérieur est porté à droite.

D'autre part, l'incurvation reporte, en haut et à droite, l'extrémité inférieure. Ce transfert détermine la courbure des bords, jusque-là presque rectilignes

(*grande* et *petite courbure*). Ces phénomènes sont accomplis dès la 5e semaine.

INTESTIN GRÊLE ET GROS INTESTIN.

Duodénum (*Du*, fig. 93). — L'estomac, en s'in-

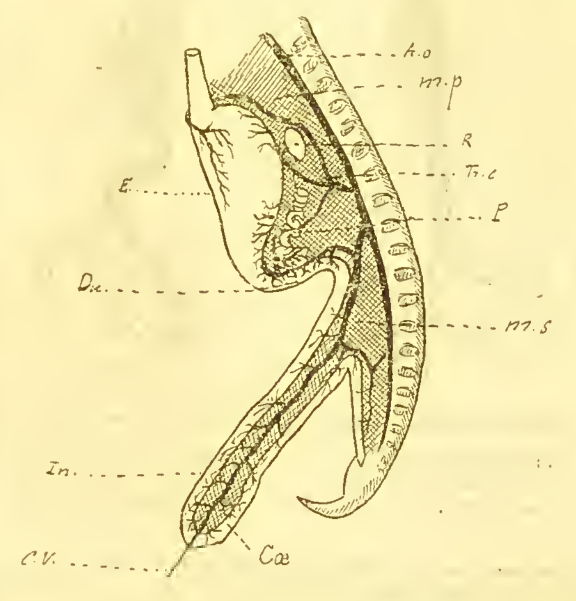
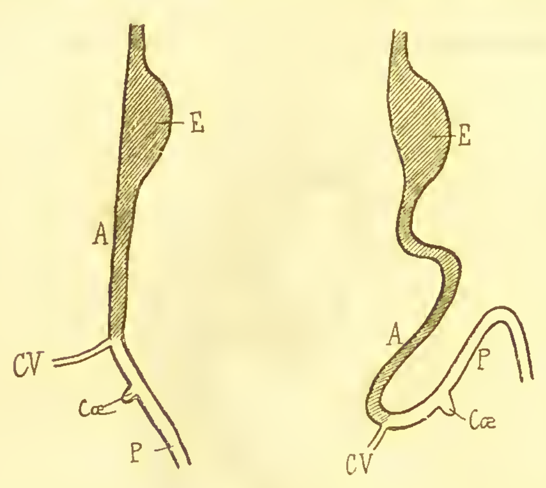


Fig. 93. — Tube intestinal d'un embryon humain a la sixième semaine.

Ao, aorte ; — *E*, estomac ; — *Du*, duodénum , — *In*, anse intestinale primitive ; — *Cæ*, rudiment du cæcum ; — *C V*, canal omphalo-vitellin ; — *mp*, mésogastre postérieur ; — *R*, rate ; — *Trc*, tronc cœliaque ; — *P*, pancréas ; — *ms*, mésentère et artère mésentérique (d'après Toldt, empruntée à O. Hertwig).

curvant, entraîne en haut et à droite le duodénum,

dont le mésentère primitif ne s'allonge pas; par suite, le duodénum reste accolé à la colonne vertébrale. Il s'infléchit en bas, puis se coude à angle droit, pour se continuer avec le reste de l'intestin.



SCHÉMAS DESTINÉS A MONTRER LE DÉVELOPPEMENT DES INTESTINS.

FIG. 94. — LE TUBE INTESTINAL EST PRESQUE RECTILIGNE.

FIG. 95. — L'INTESTIN EST RÉDUIT A L'ANSE INTESTINALE PRIMITIVE.

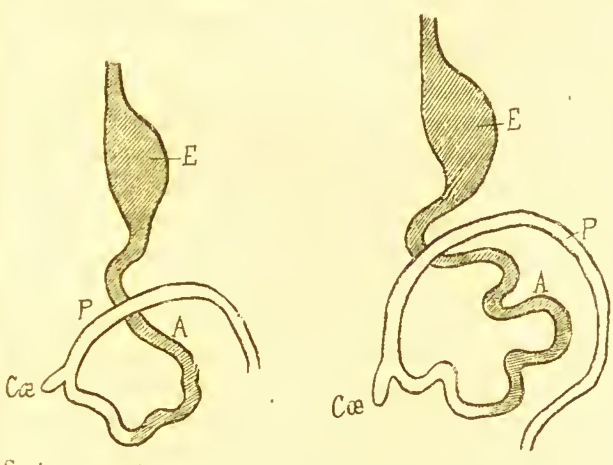
E, estomac; — *A*, branche antérieure de l'anse intestinale primitive; — *P*, branche postérieure de la même anse; — *CV*, canal omphalo-vitellin; — *Cæ*, cæcum et appendice iléo-cæcal.

Intestin grêle et gros intestin. — Pendant que l'estomac se différencie ainsi, la portion sous-jacente du tube digestif s'est allongée en une anse dont le sommet correspond au canal vitellin.

Cette *anse intestinale primitive* (*In*, fig. 93) est

d'abord formée par deux branches, l'une antérieure (*A*), l'autre postérieure (*P*, fig. 94).

Au voisinage du sommet, sur la branche postérieure, apparait un renflement qui se dispose en



SCHÉMAS DESTINÉS A MONTRER LE DÉVELOPPEMENT DES INTESTINS (suite).

FIG. 96. — APPARITION DES PREMIÈRES CIRCONVOLUTIONS ; LE GROS INTESTIN TEND A PRENDRE SA POSITION DÉFINITIVE.

FIG. 97. — CIRCONVOLUTIONS INTESTINALES PLUS NOMBREUSES.

E, estomac ; — *A*, branche de l'anse intestinale primitive formant l'intestin grêle ; — *P*, branche de la même anse formant le gros intestin ; — *Cæ*, cæcum et appendice iléo-cæcal.

appendice obtus : c'est l'*appendice cæcal* et le *cæcum* (*Cæ*). Là commencera le gros intestin. Une portion de la branche postérieure appartient donc à l'intestin grêle et le canal vitellin (*CV*) s'attache sur l'iléon. Cette dernière région de l'intestin est entraînée

par le canal vitellin dans le cordon ombilical. Au 3e mois, la fermeture complète de l'abdomen ramène l'intestin dans la cavité ventrale ; l'état primitif peut persister plus ou moins, jusqu'à la naissance, d'où des hernies ombilicales congénitales et la possibilité de blesser l'intestin, au moment de la section du cordon ombilical.

A la 6e semaine, le sommet de l'anse s'allonge et l'on voit paraître quelques sinuosités qui sont les circonvolutions primitives. Alors, la branche postérieure (*P*) exécute un mouvement de rotation tel qu'elle s'applique sur la branche antérieure (*A*) et décrit, autour de celle-ci, une courbe à concavité inférieure (fig. 96).

L'*intestin grêle* se développe au-dessous de cette courbure. Les premières circonvolutions se montrent à la 7e semaine. A la 8e, existe un peloton de six à huit circonvolutions. Jusqu'au 6e mois, l'intestin grêle est plus large que le gros intestin.

Le gros intestin a déjà, vers la 8e semaine, un *côlon descendant* et un *côlon transverse* très nets ; le *cæcum* et son appendice (*Cæ*), d'abord d'un calibre uniforme, se différencient ensuite par inégalité de développement.

Le *côlon ascendant* n'existe pas encore au 4e ni au 5e mois ; c'est seulement dans la seconde moitié de la vie intra-utérine que cette portion du gros intestin occupe la fosse iliaque droite.

Rectum et intestin terminal (*Métenteron*). — Chez l'embryon, le rectum n'est pas la partie terminale du tube digestif. En effet, ce tube s'étend,

par son extrémité postérieure, au delà du point où sera l'anus (*an* fig. 98) et se prolonge en un cul-de-sac fermé qui mérite le nom d'*intestin caudal* (*Ipa*). Celui-ci a une existence transitoire ; il ne tarde pas à s'atrophier et à disparaître. Son existence, aux premiers temps de la vie embryonnaire, rap-

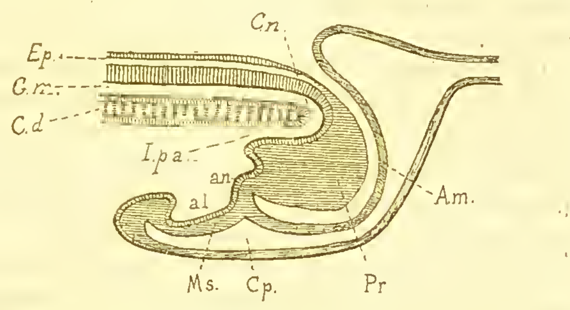


Fig. 98. — Coupe longitudinale diagrammatique de l'extrémité postérieure d'un embryon d'oiseau (d'après Balfour).

Ep, épiblaste ; — *Gm*, canal neural ou médullaire ; — *Cd*, corde dorsale ; — *an*, point où se formera l'anus ; — *Ipa*, intestiu post-anal ; — *Cn*, canal neurentérique ; — *al*, allantoïde ; — *Pr*. restes de la ligne primitive ; — *Ms*, mésoblaste ; — *Cp*, cavité périviscérale ou cœlome externe ; — *Am*, repli amniotique.

pelle le *canal neurentérique* (*Cn*) dont la disposition est si nette chez l'amphioxus.

Quand la partie post-anale de l'intestin s'est atrophiée, l'extrémité postérieure du tube intestinal se termine en un cul-de-sac qui lui est commun avec l'allantoïde et qui constitue le *cloaque interne* (*Ci*, fig. 99), dont l'entoderme tapisse les parois.

Tuniques du tube intestinal. — Nous avons déjà

étudié les mutations nombreuses que subit l'épithélium de l'œsophage chez l'embryon.

L'épithélium de l'intestin primitif va nous offrir des transformations tout aussi variées. Il est d'abord pavimenteux sur toute son étendue.

Au 2e mois, l'ESTOMAC a un épithélium cylindrique stratifié. La surface en est lisse et sans glandes.

Au 3e mois, se montrent, en grand nombre, des *villosités transitoires*, qui disparaissent à l'époque de la naissance.

Vers le 4e mois, l'épithélium est à une seule couche de cellules. A ce moment, apparaissent les *glandes* qui sont à peu près développées au 8e mois.

Au 5e mois, c'est le tour de la *musculosa mucosæ* qui est comme un prolongement de la *musculosa mucosæ* de l'œsophage.

La *couche musculaire* circulaire est visible dès les premières semaines; les faisceaux longitudinaux le sont plus tardivement.

Au niveau de l'INTESTIN GRÊLE, l'épithélium pavimenteux primitif à une seule couche engendre, d'après Brand, un épithélium stratifié à cellules arrondies, qui devient ensuite un épithélium cylindrique stratifié pour redevenir simple plus tard. Au second mois, la surface est encore lisse; les *villosités* apparaissent à la fin du second mois ou vers le troisième.

Les *glandes de Lieberkühn* se montrent, à peu près à cette époque, sous forme de prolongements tubuleux de l'épithélium s'enfonçant dans le derme de la muqueuse. Les *follicules clos* et les *plaques de*

Peyer sont ébauchés vers la fin de la vie fœtale et acquièrent leur développement définitif après la naissance.

Les *valvules conniventes* apparaissent au 7e mois.

Toutes les couches de l'intestin, sauf l'épithélium, proviennent de la lame fibro-intestinale.

La *musculosa mucosæ* se forme progressivement de haut en bas ; la couche musculeuse circulaire est visible avant la couche longitudinale. La trame conjonctive de la séreuse diminue d'épaisseur à mesure que les couches musculeuses se différencient.

Au niveau du DUODÉNUM, les *glandes de Brunner* se développent, au 5e mois, sous forme de bourgeons épithéliaux pleins. Les *villosités* y sont plus abondantes, chez le nouveau-né, que dans le reste de l'intestin.

Le GROS INTESTIN présente d'abord un épithélium stratifié qui devient ensuite simple ; il y a aussi des *villosités transitoires*, au 4e mois de la vie fœtale, ce qui fait ressembler la face interne du gros intestin à celle de l'intestin grêle. Le même fait a été signalé, plus haut, dans l'estomac.

IV. CONDUIT ANAL

L'*anus* n'est pas un simple orifice, où la muqueuse de l'intestin se met en continuité avec la peau ; c'est un véritable canal de 12 à 14 millimètres de hauteur ; il se forme indépendamment du rectum.

Rappelons que l'extrémité postérieure de l'intestin est en cul-de-sac et que la vésicule allantoïde

s'ouvre dans ce cul-de-sac. La portion inférieure, qui leur est commune, constitue le *cloaque interne* (*Ci*, fig. 99).

Formation du cloaque. — L'ectoderme, correspondant au plancher du bassin, se soulève en un bourgeon solide (*Ce*) qui s'enfonce dans le mésoderme et entre en contact avec l'entoderme du cloaque interne : c'est le *bourgeon cloacal* (*Ce*). Il se creuse d'une cavité dite *cloaque externe ;* les deux cloaques ne sont alors séparés que par une double cloison épithéliale. Celle-ci se résorbe et, vers la fin du 1er mois, les deux cavités n'en font qu'une qui prend le nom de *cloaque proprement dit* (*C*, fig. 100).

Les choses se maintiennent dans cet état jusque vers le milieu du 2e mois.

Cloisonnement du cloaque. — A cette époque, la lame mésodermique, située entre le rectum et l'allantoïde et appelée *éperon* ou *repli périnéal* (*P*), s'avance, des parties profondes, vers les lèvres externes du cloaque ; l'éperon s'unit à deux plis longitudinaux ou *plis latéraux de Rathke* qui naissent sur les parois latérales du cloaque. Ainsi se constitue, à l'intérieur de ce conduit, une *cloison* qui descend de plus en plus et atteint l'orifice cloacal. D'autre part, les lèvres latérales de l'ouverture cutanée du cloaque (*replis génitaux*) se rapprochent, dans leur portion correspondant aux *plis latéraux de Rathke*, et se fusionnent sur la ligne médiane, en s'unissant à la cloison cloacale. Le cloaque est, dès lors, divisé en deux portions, l'une antérieure, qui sera le *sinus*

uro-génital, l'autre postérieure, *excavation ano-rec-*

DEUX SCHÉMAS DESTINÉS A MONTRER LA FORMATION DU CLOAQUE.

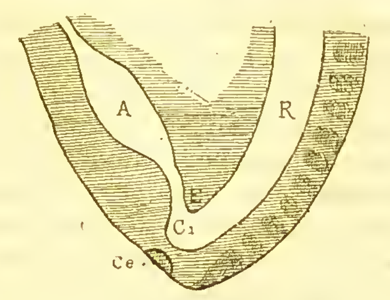


FIG. 99. — LE CLOAQUE EST ENCORE FERMÉ.

A, vésicule allantoïde ; — *R*, rectum ; — *E*, éperon ou repli périnéal ; — *Ci*, cloaque interne ; — *Ce*, bourgeon cloacal, se creusant d'une cavité (cloaque externe des anciens auteurs). Avec les descriptions nouvelles, *Ce*, représentera le bouchon cloacal, en avant de lui se montrera le tubercule génital. La paroi inféro-antérieure fermant le cloaque sera la lame cloacale.

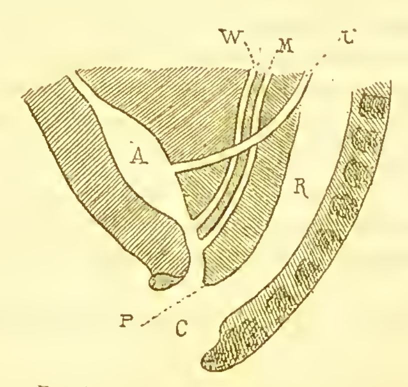


FIG. 100. — LE CLOAQUE EST OUVERT.

A. vessie ; — *U*, uretère ; — *W*, canal de Wolff ; — *M*, canal de Müller ; — *R*, rectum ; — *P*, éperon ou repli périnéal ; — *C*, cloaque.

tale; la cloison qui les sépare est le rudiment du *périnée*. Le cloisonnement est réalisé à la fin du 2e mois.

Le bourgeon cloacal est ectodermique; aussi chez l'adulte, le conduit anal, qui en dérive, est-il tapissé par une muqueuse dermo-papillaire; celle-ci s'arrête brusquement au niveau de la ligne ano-rectale : entre l'épithélium cylindrique du rectum et l'épithélium pavimenteux stratifié de la muqueuse anale, existe une ligne nette de démarcation. C'est, au contraire, par une transition insensible qu'on passe de la muqueuse anale à la peau.

Nous avons décrit le *cloisonnement du cloaque* et le mode de *formation du périnée* d'après l'ancienne et classique théorie de Rathke (1832). Elle n'est cependant pas admise par tous les auteurs.

Kölliker et Mihalkovics (1885) font jouer le principal rôle à la descente de l'*éperon périnéal*, tout en admettant que les lèvres de l'orifice cloacal s'unissent à cette cloison pour constituer le périnée.

Tourneux (1) soutient que la cloison uréthro-rectale et le périnée se développent exclusivement aux dépens de l'éperon périnéal qui descend ; pour lui, le revêtement du périnée serait d'origine entodermique.

L'ancienne théorie paraissait fort ébranlée, lors-

(1) Tourneux. Premiers développements du cloaque, *Journ. de l'anat.*, 1888. — Du tubercule génital chez le fœtus humain, *Ibid.* 1889.

qu'elle a été de nouveau relevée et soutenue par Retterer (1). Pour cet auteur, deux plis latéraux (les plis latéraux de Rathke) cloisonnent la cavité cloacale comme deux rideaux transversaux qui s'avancent l'un vers l'autre. L'éperon périnéal s'unit, en haut, avec ces replis. Le raphé périnéal est dû à la soudure des replis génitaux et surtout à ce fait, qu'après leur soudure, ils continuent leur mouvement de réflexion et de rapprochement vers la ligne médiane (2).

La description du cloisonnement cloacal, que nous avons donnée d'après Rathke, peut donc être retenue. Il n'en est pas de même du mécanisme que nous avons admis pour la formation de la région anale.

Formation de la région anale. — La théorie du cloaque externe marchant vers le cloaque interne, encore acceptée par tous les chirurgiens pour expliquer les malformations de l'anus (3), ne saurait plus être soutenue. Les travaux de Gasser (1880) et de Mihalkovics (1885) sur le poulet, de Mihalkovics et de Strahl (1886) sur le lapin, de Tourneux et de Retterer la contredisent absolument.

Quand le cloaque est encore fermé, sa paroi inféro-antérieure ou éminence cloacale est formée

(1) Retterer. Région ano-génitale des mammifères, *Journ. de l'anat.*, 1890.

(2) Malgré les arguments présentés par Retterer, Tourneux maintient encore (*Soc. de Biologie*, 28 avril 1890) la descente de l'éperon périnéal.

(3) Jeannel. Malformations de l'anus, *Rev. de chir.*, 1887.

par l'ectoderme et l'entoderme séparés par une mince couche de tissu mésodermique. Celle-ci disparaît rapidement et la paroi est alors constituée par une masse de cellules épithéliales; l'entoderme est aussi épaissi que l'ectoderme, si bien qu'il est difficile de préciser l'origine de cette masse épithéliale, connue sous le nom de *membrane cloacale* (*bouchon cloacal* de Tourneux); nous admettrons, avec la généralité des auteurs, qu'elle est d'origine ectodermique.

La portion principale du bouchon cloacal (nous la figurons par *Ce*, fig. 91) correspond à la partie antérieure du cloaque, c'est-à-dire au futur sinus uro-génital. De cette portion, part une lame épithéliale mince, formée par l'adossement de l'ectoderme et de l'entoderme, et qui ferme le cloaque au niveau de la future région anale (c'est la *membrane anale* de quelques auteurs).

Quand le cloaque (*Cl*, fig. 141, *A*, p. 340) s'est ouvert (fin du premier mois), par résorption ou déchirure de la région moyenne de sa paroi épithéliale, les lèvres de son orifice externe, constituées par la somatopleure, s'épaississent et prennent l'aspect d'un bourrelet circulaire aplati transversalement. L'arc antérieur du bourrelet deviendra le *tubercule génital* (*Bg*); l'arc postérieur forme le *repli post-anal* (*Rp*) et les parties latérales intermédiaires s'appelleront les *replis génitaux* (*Rg*).

Le cloaque se cloisonne (fin du deuxième mois); les moitiés postérieures des *replis génitaux* se réunissent sur la ligne médiane en formant le périnée

et le *repli préanal*. Ce dernier, avec le repli postanal, limite alors une fente transversale qui est l'*orifice anal*. D'abord transversale, la fente anale devient tour à tour triangulaire, étoilée et enfin antéro-postérieure, par suite de l'accroissement de ses lèvres ou bords, qui se soulèvent en tubercules tendant à se rapprocher vers la ligne médiane. Les parois de la cavité anale sont tapissées par les restes de l'ancienne masse épithéliale cloacale (1).

Malformations. — Cette région est le siège de malformations multiples bien étudiées par Trélat.

Les *imperforations* organiques sont parfaitement expliquées par l'embryogénie.

L'anus peut faire complètement défaut : il ne s'est pas développé et la membrane anale superficielle persiste. D'autres fois, le conduit anal existe, avec son sphincter externe, mais il y a imperforation. Dans l'un et l'autre cas, le rectum affecte avec l'anus imperforé des rapports variables. Le plus souvent, le cul-de-sac rectal est placé au-dessus du cul-de-sac anal, à une distance plus ou moins grande. Les chirurgiens disent alors que les deux cloaques ne se sont pas rencontrés ; cette explication n'est plus d'accord avec les faits et doit être abandonnée.

Quand l'anus n'existe pas, il y a eu évidemment

(1) Cette courte description est faite d'après les dessins de Reichel (1888), de Tourneux et de Retterer. Ces auteurs divergent entre eux au point de vue de l'interprétation des mêmes faits. Il serait trop long de les suivre dans leurs débats.

arrêt de développement et l'explication ressort de l'évolution embryologique même. Quand il existe et que le rectum reste clos au-dessus de lui, Retterer pense que le revêtement épithélial a fait défaut à l'extrémité inférieure du tube intestinal, ce qui a déterminé la soudure des parois du rectum et leur fusion en un cordon fibreux.

Le plus souvent, quand l'anus est imperforé, le rectum s'ouvre dans la vessie ou dans la portion membraneuse de l'urèthre. Ces *abouchements anormaux* s'expliquent par un arrêt dans le cloisonnement du cloaque; le rectum s'abouche en un point variable du sinus uro-génital.

Il peut encore s'ouvrir soit sur le périnée, soit sous le scrotum, soit sur une portion plus antérieure du pénis. Dans ces cas, l'anus existe imperforé; les replis génitaux se sont soudés, dans leur portion préanale, avant l'arrivée de la cloison uréthro-rectale; dès lors, le segment inférieur du conduit cloacal continue à se cloisonner et le rectum s'allonge ainsi plus ou moins au-devant du pont cutané formé par les replis génitaux (Retterer).

Le rectum peut aussi s'aboucher dans le vagin ou dans le vestibule, ce que nous expliquerons en étudiant le développement des organes génitaux externes.

V. PÉRITOINE

La couche cellulo-fibreuse du péritoine provient de la portion interne de la lame fibro-cutanée, pour

le feuillet pariétal, et de la portion externe de la lame fibro-intestinale, pour le feuillet viscéral.

Le *revêtement séreux* ou épithélial se développe sur place et prolifère corrélativement au développement des parties qu'il doit recouvrir.

Le péritoine ne naît donc pas sous la forme d'un sac initialement clos dans lequel les viscères viennent s'invaginer. Les invaginations sont simplement apparentes et ce sont les nécessités didactiques qui maintiennent la classique description du péritoine.

Épiploons. — Les *replis*, les *mésentères* et les *épiploons* sont des lames mésodermiques ayant pris des configurations variées avec le développement du tube digestif.

Nous avons vu l'estomac fixé, en avant et en arrière, aux parois abdominales, par les mésogastres antérieur et postérieur (*Ma*, *Mp*, *fig.* 101). A la suite de la rotation et de l'incurvation de l'estomac, le mésogastre postérieur s'allonge et forme le *grand épiploon* (*Ge*, fig. 102 et fig. 103) constitué par quatre feuillets soudés chez l'adulte. L'espace compris dans le repli du mésogastre postérieur est l'*arrière-cavité des épiploons*. Cette cavité s'étend derrière l'estomac et derrière le mésogastre antérieur, devenu lui-même le *petit épiploon* ou *épiploon gastro-hépatique*.

Plus tard, les deux feuillets postérieurs du grand épiploon se soudent avec le *mésocôlon transverse* (*Mc*), et le côlon semble contenu dans un dédoublement du grand épiploon (fig. 103). Kölliker s'élève contre

cette opinion et affirme que la lame postérieure du grand épiploon se soude seule à la lamelle supé-

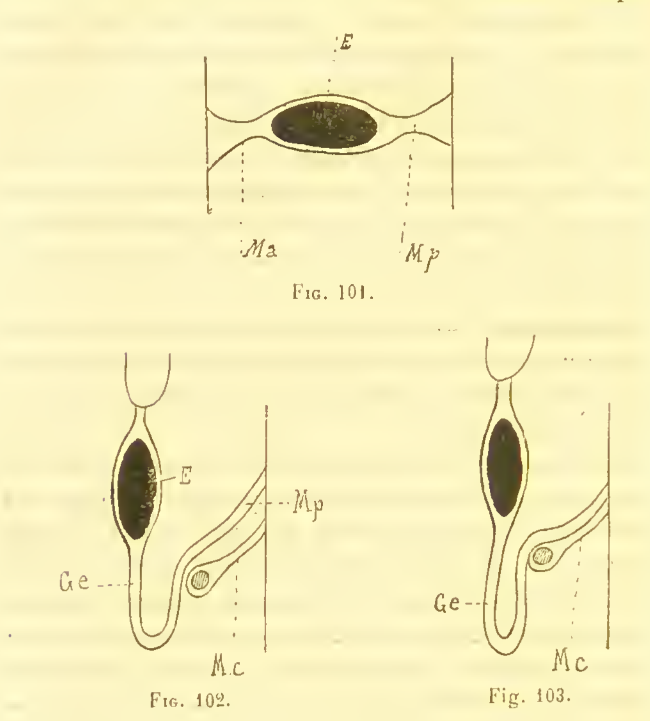


Fig. 101.

Fig. 102.

Fig. 103.

Formation des épiploons (grand et petit).

Fig. 101. — *E*, estomac; — *Mp*, mésogastre postérieur; — *Ma*, mésogastre antérieur.

Fig. 102. — *Ge*, grand épiploon; — *Mc*, mésocôlon. Le grand épiploon se forme par allongement du mésogastre postérieur (*Mp*).

Fig. 103. — Les feuillets postérieurs du grand épiploon *Ge* s'accolent au mésocôlon *Mc* (emprunté à Demon, *Th. d'agr.*, 1883).

rieure du mésocôlon transverse et au côlon transverse lui-même.

L'*épiploon gastro-splénique* est un dérivé du grand épiploon.

L'arrière-cavité des épiploons communique avec la grande cavité péritonéale par un espace resserré, l'*hiatus de Winslow*, qui doit son étroitesse à l'absence de mésentère pour le duodénum et aux adhérences du bord postérieur du foie avec la veine cave inférieure et le diaphragme.

VI. CONTENU DU TUBE INTESTINAL

On donne le nom de *méconium* aux matières qui s'accumulent dans l'intestin après le 3e mois.

Auparavant, on rencontre dans l'intestin un produit visqueux, grisâtre, englobant les débris des cellules épithéliales prismatiques.

Du 4e au 5e mois, cette substance prend une couleur jaune, à partir du duodénum, à cause de la bile déversée en ce point.

Du 5e au 6e mois, le méconium remplit tout l'intestin grêle. Du 7e au 9e mois, il passe dans le gros intestin. Mais ici, le méconium a changé d'aspect; il est brun-verdâtre, presque noir. Au moment de la naissance, le méconium est brun-verdâtre, pâteux et très épais. C'est du mucus tenant en suspension les cellules épithéliales de desquamation et les produits de sécrétion des différentes glandes.

On trouve dans l'estomac, dès le 7e mois, un liquide filant, transparent et alcalin, dont la réaction devient fortement acide chez le nouveau-né.

CHAPITRE IX

GLANDES ANNEXES DU TUBE INTESTINAL

I. FOIE

L'étude du développement du foie est intéressante, car elle permet de se faire une idée exacte de la structure de cette glande.

Quand la fonction glycogénique du foie, découverte par Cl. Bernard, eut été ajoutée à la fonction biliaire, on voulut trouver, dans la structure, l'explication de ce double rôle physiologique ; de là sortit la théorie de la dualité hépatique soutenue avec ardeur par Robin : le foie résultait de l'enchevêtrement de deux glandes, l'une biliaire, l'autre glycogénique.

Cette théorie a vécu et n'a plus qu'un intérêt historique. Le foie est un organe glandulaire dont l'élément fondamental, la cellule hépatique, fabrique à la fois le sucre et la bile. Ses éléments cellulaires sont groupés en lobules arrondis, visibles à l'œil nu, mesurant 1 millimètre de diamètre, et appendus à un rameau des veines sus-hépatiques. Héring a donné de ce lobule un schéma bien connu.

Le lobule existe ; mais il ne faut pas le considé-

rer comme un acinus glandulaire, analogue à l'acinus d'une glande en grappe. Prise en ce sens, la conception lobulaire du foie est fausse.

Déjà Sabourin, en 1882, à la suite des travaux anatomo-pathologiques de Kelsch et Kiener, avait tenté avec succès de détruire l'individualité de l'ancien lobule hépatique. Avec les segments des lobules avoisinant le même *espace porte*, il a constitué un *lobule biliaire* ayant, à son centre, les canaux excréteurs et, à la périphérie, les vaisseaux sanguins. La pathologie mettait ainsi en évidence un *foie interverti* (Sabourin), dans lequel l'ancien lobule hépatique avait perdu sa fixité morphologique. Ce lobule ne peut donc ni représenter l'élément fondamental de la glande, ni en caractériser la structure.

Les leçons de Ranvier (1884-1885) ont montré que les capillaires sanguins de l'ancien lobule sont anastomosés dans tous les plans et circonscrivent des mailles qui communiquent largement entre elles. Dans ces mailles, est comme coulée une substance homogène qui les remplit et qui est elle-même disposée en un réseau. Les travées de ce réseau se montrent semblables à des tubes glandulaires; les parois en sont formées par des cellules épithéliales (cellules hépatiques); la lumière du tube, véritable espace intercellulaire, est le canalicule biliaire même. Comme les travées sont anastomosées entre elles, il s'en suit que le foie est une *glande tubulée réticulée*. Son aspect lobulé est dû simplement au mode de distribution et de grou-

pement de ses vaisseaux. C'est ce que l'embryologie démontre clairement.

Parenchyme hépatique. — Nos connaissances sur le développement du foie, chez les mammifères et chez l'homme, sont dues surtout à His, Kölliker, Schenk et, enfin, Toldt et Zuckerkandl (1875) dont les travaux ont plus spécialement porté sur le foie de l'homme.

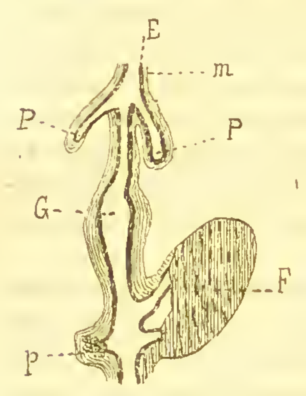


Fig. 104. — Diagramme du tube digestif d'un poulet au quatrième jour d'incubation (d'après Götte).

E, entoderme; — *m*, lame fibro-intestinale; — *PP*, bourgeons pulmonaires; — *G*, estomac; — *F*, foie; — *p*, pancréas.

Vers la 3[e] semaine, naît, sur la paroi antérieure ou ventrale du duodénum, un tube, unique chez l'homme, double chez le poulet (*VB*, fig. 87, p. 203), constitué par un revêtement épithélial entodermique doublé par le tissu épaissi et très vasculaire de la lame fibro-intestinale. Ce tube se dirige vers la cavité péricardique.

Dès le début, le foie est donc un simple tube glandulaire; il persiste ainsi, toute la vie, chez l'amphioxus.

Le cæcum initial, unique donne naissance à deux bourgeons primitifs (*F*, fig. 104). La *vésicule biliaire* naîtra du bourgeon droit.

Les deux bourgeons continuent à se ramifier en donnant naissance à un réseau de cordons ou cylindres hépatiques creux, dès le début, ou qui,

dans tous les cas, le deviennent ultérieurement; à un moment donné, la lumière du canal primitif se prolonge dans toute l'étendue du réseau.

Les cylindres hépatiques s'abouchent à angle droit, dès la 4e semaine, avec les canaux excréteurs



Fig. 105. — Cylindres hépatiques en réseau (d'après une préparation sur un embryon de poulet au cinquième jour).

dont l'épithélium aplati fait suite aux cellules polyédriques du réseau.

Le foie serait donc formé, à l'état embryonnaire et fœtal, par un ensemble de tubes creux ramifiés, continus entre eux et avec les conduits biliaires dont ils procèdent (fig. 105).

Vaisseaux du foie embryonnaire. — Sur un embryon humain de quatre semaines, on trouve, à la partie postérieure du foie, de grands espaces sanguins, irréguliers, reliés au tronc veineux qui va dans l'oreillette droite. Un réseau de vaisseaux de petit calibre part de ces lacunes vasculaires; il s'étend jusqu'à la portion antérieure du foie, dis-

posé, autour des cordons hépatiques, comme le sont les capillaires autour de tubes glandulaires.

A la 10e semaine, on distingue la veine porte des veines sus-hépatiques.

Du 5e au 6e mois, on constate la même structure que chez le nouveau-né.

Foie du nouveau-né. — La disposition réticulée, encore nette, peut persister jusqu'à deux ans et même, en certains points, jusqu'à cinq ans. Les divers territoires vasculaires sont mal délimités. On ne peut distinguer que de grands îlots hépatiques qui se subdiviseront ensuite en lobules.

Les capillaires sont beaucoup plus volumineux que chez l'adulte. Les grosses branches de la veine porte et des veines sus-hépatiques sont, au contraire, relativement plus étroites.

Formation des lobules du foie. — Le foie lobulé sortira de cette masse à peu près uniforme, que Schenk comparait à un énorme lobule adulte.

Le groupement en lobules est dû à l'accroissement en nombre des branches vasculaires de la veine porte et des veines sus-hépatiques. Cet immense territoire vasculaire se subdivise en aires vasculaires plus petites qui sont les lobules mêmes. La formation de lobules se poursuit tant que les racines de la veine sus-hépatique augmentent de nombre. L'aspect lobulé du foie tient, en dernier ressort, à ce que les plus petits rameaux des vaisseaux sanguins, inter-lobulaires et intra-lobulaires, sont partout situés à une distance à peu près égale les uns des autres.

Mais cette lobulation n'est qu'apparente et le foie forme une masse homogène.

Pendant que le système vasculaire se groupe ainsi, les cordons ou cylindres hépatiques, dont la paroi est formée de plusieurs rangées de cellules, prennent l'aspect des travées cellulaires du foie adulte. Pour expliquer cette transformation, Toldt et Zuckerkandl invoquent l'allongement, l'étirement des cordons. Kölliker pense plutôt que le principal rôle revient à l'envahissement des cordons par les bourgeons vasculaires qui les divisent.

Ce point n'est pas complètement élucidé.

Appareil excréteur du foie. — Les deux bourgeons primitifs donnent naissance aux deux *canaux hépatiques*.

Le *canal cholédoque* naît, par bourgeonnement secondaire, du point d'où partent les deux canaux primitifs.

Le *canal cystique* et la *vésicule biliaire* se développent à la base du canal primitif droit. On trouve la vésicule au 2e mois chez l'homme.

Variations dans le volume du foie. — Le volume de la glande hépatique augmente, d'une manière absolue, jusqu'à l'âge de trente à quarante ans, tandis que son volume relatif diminue avec l'âge.

Dès la fin du 1er mois, la glande remplit, presque à elle seule, la cavité abdominale. Puis, elle remonte peu à peu vers l'ombilic. A six ou huit ans seulement, elle se cache derrière le rebord des fausses côtes.

Les deux lobes du foie sont d'abord égaux. A

partir du 4e mois, le lobe gauche cesse de croître; il s'atrophie ensuite de plus en plus, surtout après la naissance, ce qui tient à une diminution progressive du sang apporté par la branche gauche de la veine ombilicale.

Variations dans le poids. — Le poids du foie diminue sans cesse proportionnellement à celui du corps. D'après les recherches de Huschke, le rapport entre le poids de la glande et le poids du reste du corps est comme 1 : 1, chez l'embryon d'un mois; comme 1 : 18, chez le nouveau-né. Ce rapport devient égal à 1 : 36, dans l'âge adulte.

Cependant son poids absolu augmente toujours. Au moment de la naissance seulement, quand la circulation placentaire s'interrompt, il y a une légère diminution de poids. Autenrieth avait essayé d'établir sur ces données une *docimasie hépatique* qui est aujourd'hui abandonnée.

Signalons enfin, chez l'adulte, l'atrophie localisée du parenchyme glandulaire : los conduits biliaires, ainsi mis à nu, prennent le nom de *vasa aberrantia*.

II. PANCRÉAS

Le pancréas présente un mode de développement qui a de grandes analogies avec le mode de développement du foie. L'habitude de rapprocher le pancréas des glandes en grappe et des glandes salivaires en particulier ne répond nullement à la réalité des choses. C'est du foie que le pancréas doit être rapproché par sa structure.

En effet, Saviotti a établi que le canalicule excréteur du lobule pancréatique ne s'arrête pas à l'*acinus*, mais qu'il donne naissance à des ramifications très ténues pénétrant entre les cellules mêmes de l'acinus et formant un réseau canaliculé dont chaque maille embrasse une cellule.

Dans le même ordre d'idées, Renaut (1879) a soutenu que l'*acinus* du pancréas est un tissu analogue à celui du cordon folliculaire des ganglions lymphatiques. Le canalicule excréteur entre dans le tissu caverneux de l'*acinus* et s'y perd plus ou moins rapidement.

Ainsi, comme dans le foie, nous avons un réseau de canalicules représenté par des interstices cellulaires.

Le développement des deux glandes se fait, d'ailleurs, par le même processus. Ici encore, nous trouvons, au début, un tube épithélial, naissant sur la face postérieure du duodénum et doublé par la lame fibro-intestinale (*p*, fig. 104). Ce tube est ou devient bientôt creux et se ramifie comme le tube hépatique; seulement, il émet, sur les côtés, des prolongements canaliculés, disposés pour réaliser la configuration de la glande.

Le tube initial donnera naissance au *canal de Wirsung*.

Les premiers stades sont peu connus chez l'homme; Fol aurait vu le pancréas sous la forme de simple cæcum. Kölliker l'a observé sur un embryon de quatre semaines : déjà le tube initial était ramifié. A la fin du 2e mois, la glande est complète dans

ses parties essentielles; mais Kölliker note que les acini sont absolument pleins de cellules, ce qui s'accorde avec la structure admise aujourd'hui.

Le canal de Wirsung s'abouche, en haut et à droite, dans la portion descendante du duodénum, du 3e au 4e mois (Meckel).

Le pancréas est d'abord contenu dans le bord postérieur du mésogastre qui l'enveloppe à peu près complètement. Quand le bord postérieur du mésogastre s'est uni avec le mésocôlon transverse, le pancréas devient tout à fait extra-péritonéal.

Pancréas accessoire. — Chez le lapin et le poulet, entre ce premier bourgeon et l'estomac, il se produit une seconde invagination qui donne naissance au *pancréas accessoire.*

III. RATE

On n'est pas complètement fixé sur le développement de la rate, malgré les travaux de Götte, de Peremeschko, de Müller.

La rate apparaît, vers le second mois, sous forme de saillie vasculaire, dans le mésogastre postérieur (R, fig. 93, page 221). Elle semble naître d'un blastème mésodermique; dès le début, elle est uniquement formée de petites cellules.

Les vaisseaux se montrent dans le cours du 3e mois, tandis que certaines cellules s'allongent, deviennent fusiformes, s'anastomosent entre elles, constituant ainsi la charpente réticulée de l'organe. Les autres éléments forment la pulpe splénique.

Les corpuscules de Malpighi apparaissent à la fin de la vie utérine.

D'après Götte et Peremeschko, le premier rudiment de la rate est en connexion avec le rudiment du pancréas. Les deux glandes ne s'individualisent que plus tard. Robin invoquait souvent eette soudure primitive et transitoire des deux glandes pour soutenir et expliquer la dualité permanente du foie.

IV. DIAPHRAGME

Nous étudions ici le développement du diaphragme pour deux raisons. D'abord, nous allons nous occuper de l'embryogénie des viscères thoraciques ; il faut donc connaître la paroi inférieure du thorax ; en second lieu, ce musele a, dans son développement, de grandes eonnexions avec le foie.

Le diaphragme se développe aux dépens du feuillet fibro-intestinal et, plus particulièrement, de la portion de ce feuillet qui contribue à former la paroi du repli céphalique. Au-dessous du eœur, on voit ce feuillet s'épaissir et se vasculariser (*MV*, fig. 87, page 203). Cette zone épaissie, déerite par Uskow sous le nom de *massa transversa*, forme la *capsule de Glisson* et le diaphragme. Foie et diaphragme constituent donc, au début, une même masse qu'un elivage postérieur dédoublera.

La museulature du diaphragme paraît se développer par deux moitiés latérales marehant l'une vers l'autre. Ces éléments striés proviennent probablement des muscles des parois abdominales ; on ne peut préeiser en ee moment.

CHAPITRE X

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL RESPIRATOIRE.

I. POUMON

Le poumon est construit sur le modèle des glandes en grappe : les bronches, avec leur ramescence d'abord irrégulière puis dichotomique, représentent un vaste appareil excréteur. La bronche sub-lobulaire supporte le *lobule pulmonaire*, petit organisme de 1 centimètre cube de diamètre ; ce lobule se réduit en *lobules primitifs*, véritables *acinï* que des cloisons intérieures et incomplètes subdivisent en *alvéoles*.

Son développement rappelle aussi celui des glandes.

Les premiers stades sont surtout connus d'après l'embryologie du poulet, du lapin.

Les parois de l'œsophage, à ce moment très court (fig. 87, page 203), se dépriment et présentent, de chaque côté, une gouttière longitudinale (fig. 106). Lorsque les fonds des deux gouttières seront arrivés au contact, le conduit œsophagien sera dédoublé en deux tubes, placés l'un au-dessus de l'autre, comme les deux canons d'un fusil : le tube supérieur (Œ,

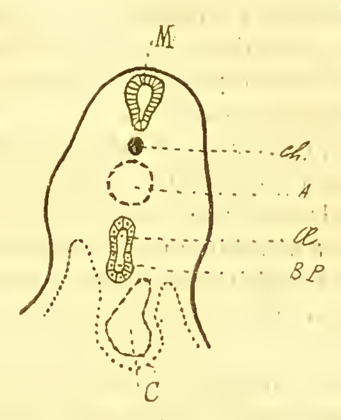


Fig. 106. — L'œsophage se creuse en gouttière sur ses parois latérales.

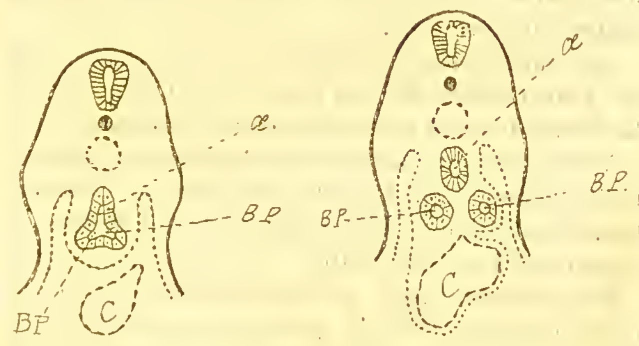


Fig. 107. — Le bourgeon pulmonaire se déprime sur sa partie moyenne.

Fig. 108. — Les deux bourgeons pulmonaires sont bien distincts.

Trois schémas montrant, sur des coupes transversales, la formation des bourgeons pulmonaires.

M, canal médullaire ; — *Ch.* notocorde ; — *A*, aorte ; — *C*, cœur ; — *Œ*, œsophage ; — *BP*, bourgeon pulmonaire unique.

fig. 106) continue à représenter l'œsophage ; le tube inférieur (*BP*) constitue le tube laryngo-trachéal. En avant, du côté du pharynx, les deux tubes communiquent toujours entre eux.

A un stade plus avancé, le tube antérieur présente une dépression antérieure et médiane (*BP*, *BP*, fig. 107), qui le subdivise en deux cornes latérales ; celles-ci cessent de communiquer entre elles (fig. 108), mais elles sont toujours rattachées à l'œsophage par une portion du tube respiratoire qui reste unique, la *trachée*.

Le bourgeon initial de l'arbre pulmonaire, à ce moment simplement épithélial, provient donc de l'œsophage, c'est-à-dire de l'entoderme, puisque nous avons admis que la proenteron est de provenance entodermique.

Ces faits se produisent vers la 3e semaine. Au 35e jour, Coste et His ont déjà vu les poumons sous la forme de deux sacs pulmonaires primitifs.

Vers cette époque, les deux bourgeons pulmonaires commencent à émettre une série de ramifications dont les derniers canalicules sont renflés en ampoule à leur extrémité.

His a montré qu'il y avait asymétrie entre les deux poumons dès la première apparition des subdivisions bronchiques. Le droit presente trois branches, tandis que le gauche n'en présente que deux. Ensuite la dichotomie est bien accusée.

Dans ce bourgeonnement, l'épithélium est le facteur essentiellement actif. L'enveloppe mésodermique joue d'abord un faible rôle ; elle intervient

ensuite plus activement pour la formation des lobes, bien marqués à la 8e semaine.

Jusque là, les poumons sont placés au-dessous du cœur, à côté de l'œsophage et de l'estomac; le diaphragme les sépare du foie.

Au 3e mois, la cavité thoracique a augmenté de capacité; le cœur n'a pas changé de position. Les poumons semblent avoir remonté; ils occupent leur position normale, en arrière et sur les côtés du cœur.

Formation des lobules. — Les bronches se terminent d'abord par une ampoule, désignée par Kölliker sous le nom de *vésicule glandulaire* et qu'il faut bien se garder de confondre avec les lobules primitifs.

Ceux-ci se constituent à partir du 6e mois. Chaque vésicule glandulaire émet des bourgeons qui, groupés sur la tige bronchique d'origine, deviennent les lobules primitifs.

Il s'agit encore là de végétations épithéliales revètues de mésoderme.

Après la naissance, il ne se développe pas de nou veaux lobules; seulement les anciens augmentent de volume et deviennent trois ou quatre fois plus con sidérables.

Épithélium. — Au 4e mois, Kölliker a trouvé un épithélium cylindrique vibratile dans la trachée et dans toutes les bronches.

Quant à l'épithélium des lobules primitifs qui, chez l'adulte, forme un endothélium continu et polymorphe, il est constitué, chez le fœtus, par des

cellules hautes, représentant des cellules cylindriques. A peine le nouveau-né a-t-il respiré quelques heures, que les cellules se montrent aplaties; leur aplatissement serait dû, d'après Küttner, à la distension des cavités.

Tels sont les faits généralement admis; cependant d'après Stieda, les alvéoles présentent un épithélium plat pendant la vie embryonnaire.

Éléments mésodermiques. — Autour des bourgeons épithéliaux, le mésoblaste fournit les tissus élastique, musculaire, cartilagineux, vasculaire et conjonctif.

Les *fibres musculaires lisses de Reissessen* se montrent vers le 4e mois. Quant aux vaisseaux, ils suivent le développement des bronches; mais leur étude paraît encore incomplète.

Poumon fœtal. — Avant la naissance, le poumon est rouge brun; il est blanc rosé après les premières respirations.

Chez le fœtus à terme, son poids est de 60 à 65 grammes; il égale la 50e partie du poids du corps qui pèse, en moyenne, de 3 kilogrammes à 3 500 grammes.

Quand l'enfant a respiré, le poumon, gorgé de sang, pèse de 80 à 108 grammes. La comparaison de ces poids constitue la docimasie pulmonaire par la balance, méthode proposée par Ploucquet.

A côté, signalons la docimasie pulmonaire hydrostatique (Schreger, 1662) établie sur ce fait : le poumon n'ayant pas respiré, d'un poids spécifique plus fort (1,068) que le poumon où l'air a pénétré (0,49),

tend à gagner le fond d'un vase plein d'eau dans lequel il est jeté ; le poumon qui a respiré surnage.

II. PLÈVRES

Le mésoderne est dédoublé en ses deux feuillets dans la région du repli céphalique, où se développent les poumons. La fente pleuro-péritonéale existe à ce niveau ; le diaphragme en sépare bientôt toute la portion thoracique qui forme la cavité pleurale et la cavité péricardique.

La portion fibreuse de la plèvre provient directement des deux feuillets mésodermiques limitant la fente pleuro-péritonéale. Quant au revêtement séreux, il se développe sur place, comme le revêtement du péritoine.

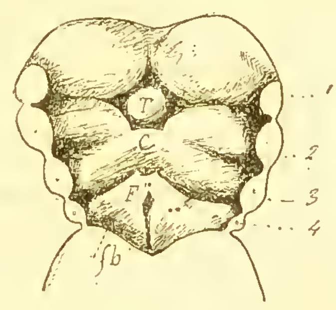


Fig. 109. — Appareil branchial vu par la face interne (d'après His).

1, 2, 3, 4, arcs branchiaux ; — *T*, *tuberculum impar* ; — *C*, pièce commune aux deuxième et troisième arcs ; — *F*, *furcula* ; — *fb*, *fundus branchialis*.

III. LARYNX

Reconnaissable à la 5e semaine, le larynx est arrondi et assez proéminent à la fin de la sixième. Entre la 8e et la 9e, il commence à devenir cartilagineux. Les cordes vocales se montrent du 3e au 4e mois. La cavité laryngienne est effacée, chez l'embryon, par l'accolement des couches épithéliales.

Il y a encore bien des divergences sur l'origine de cet organe. Pour Kölliker, il naît du commencement de la trachée, sans être en relation directe avec aucun arc branchial.

His, au contraire, fait venir les différentes pièces du larynx d'éléments branchiaux que nous connaissons déjà : l'*épiglotte* et les *replis aryténo-épiglottiques* viennent de la *furcula;* l'*aryténoïde* de la *crista terminalis;* le *cartilage thyroïde* du 4e arc branchial. Le *cricoïde* naîtrait au-dessous de la *crista terminalis* (fig. 109).

IV. THYMUS ET CORPS THYROIDE

1° **Thymus.** — Le thymus est une petite glande bilobée située derrière le sternum, reposant sur le péricarde et sur la portion inférieure de la trachée.

Il presente deux périodes dans son évolution : une première progressive, depuis le moment de son apparition jusque vers l'âge de trois ans; une seconde régressive, depuis cet âge jusqu'à une époque variable.

C'est une glande vasculaire sanguine à vésicules closes formées de tissu lymphoïde comme de véritables follicules clos. Au centre de ces follicules lymphoïdes, on trouve aussi, çà et là, des *globes épithéliaux* que l'on nomme *corpuscules de Hassall.* Les vésicules sont groupées en lobules.

Nous trouvons donc là, d'une part, des éléments mésodermiques, les follicules lymphoïdes, d'autre

part des globes épithéliaux qui doivent provenir de l'ectoderme ou de l'entoderme.

Tout d'abord, la prédominance des éléments lymphoïdes avait fait donner à cet organe une origine mésodermique. Mais Kölliker a montré qu'il avait une origine épithéliale et qu'il provenait de l'épithélium du pharynx. Cette découverte a été l'occasion d'un grand nombre de travaux de Dohrn, P. de Meuron (Genève, 1886), Kastchenko, Born, etc.

Chez l'homme, cet organe naît, de chaque côté, de l'épithélium de la 3e fente branchiale, par un cul-de-sac qui se dirige vers le cœur. A son extrémité inférieure, chaque cul-de-sac émet des bourgeons pleins, à la façon d'une glande en grappe. Le bourgeonnement remonte jusqu'en haut. Les vaisseaux et les globules blancs du mésoderme pénètrent ensuite dans ces bourgeons épithéliaux et en changent complètement l'aspect. Un cloisonnement conjonctif détermine la formation des vésicules ou follicules. Les restes épithéliaux sont représentés par les corpuscules de Hassal. La cavité originelle disparaît.

La dualité primitive de la glande est attestée par une cloison conjonctive médiane unissant les deux parties latérales.

Voilà ce qui ressort des derniers travaux. Il est intéressant de rapprocher ce mode de développement de celui qui a été décrit pour les amygdales.

D'après une opinion plus ancienne de His, le thymus proviendrait du revêtement épidermique d'une dépression située au-dessous de l'appareil

branchial et que His désigne sous le nom de *sinus cervicalis*. Cette opinion n'a pas prévalu.

2° **Corps thyroïde.** — Le corps thyroïde est aussi une glande vasculaire sanguine à vésicules closes, seulement les vésicules sont tapissées par un épithélium cubique à une seule couche. La cavité de chaque vésicule contient un liquide limpide et visqueux qui, le plus souvent, prend un aspect colloïde.

Les auteurs que nous avons cités pour le thymus ont aussi étudié le corps thyroïde. His s'en est particulièrement occupé chez l'homme.

Il est définitivement acquis que la glande se développe par trois bourgeons épithéliaux, un médian et deux latéraux ; elle offre donc, dès le début, sa configuration future.

Le bourgeon médian naît en avant de la pièce commune aux 2e et 3e arcs branchiaux (*C*, fig. 109). Son origine peut remonter, jusque dans la base de la langue, au *foramen cæcum* qui se présente, parfois, sous la forme d'un canal se dirigeant vers l'os hyoïde et décrit sous le nom de *conduit lingual*. Le plus souvent d'ailleurs, les traces de l'origine du bourgeon moyen disparaissent.

Quant aux lobes latéraux, ils naissent, sur les côtés de la *furcula*, du *fundus branchialis*.

Ces culs-de-sac initiaux poussent des bourgeons latéraux qui sont ensuite décomposés, par les vaisseaux et le tissu conjonctif, en petites sphères épithéliales. Chez le fœtus et même chez l'enfant, quelque temps après la naissance, les follicules sont à l'état de grains épithéliaux pleins, comme dans le thymus.

Ils prennent peu à peu leur structure définitive.

Des *glandes thyroïdes accessoires* naissent de la dernière fente branchiale; chez l'homme, elles se fusionnent avec le corps de la glande principale. Les thyroïdes accessoires ont surtout été étudiées chez les reptiles et les oiseaux.

CHAPITRE XI

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL CIRCULATOIRE.

I. CŒUR

Premiers stades. — Le repli céphalique ou paroi ventrale de l'*aditus anterior* (*A*, fig. 110) n'est d'abord constitué que par les deux feuillets primaires du blastoderme. En s'éloignant du repli, ces feuillets deviennent extra-embryonnaires : l'ectoderme (*Ec*, fig. 111) forme l'amnios, tandis que l'entoderme (*En*) tapisse la face interne de la vésicule ombilicale. Au niveau du repli céphalique, ils laissent entre eux un espace,

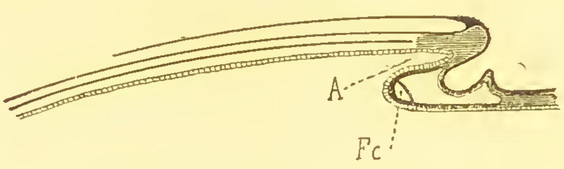


Fig. 110. — Coupe diagrammatique longitudinale de l'extrémité céphalique d'un embryon d'oiseau.

A, aditus anterior ; — *Fc*, fosse cardiaque (d'après Balfour).

désigné sous le nom de *fosse cardiaque, fovea cardiaca* (*Fc*, fig. 110) ; c'est là que se développera le cœur.

La fosse cardiaque sera envahie par le mésoderme, comme on peut le voir à la fois sur les cou-

pes longitudinales (fig. 111) et sur les coupes transversales (fig. 112 et 113). Sur ces dernières, on observe que le cœur se développe entre l'entoderme du pharynx (*Ph*) et l'entoderme de la vésicule ombilicale (*En*). Les premiers rudiments du cœur sont représentés par des cellules spéciales (*C*, fig. 112) se montrant entre la paroi du pharynx et le feuillet fibro-intestinal du mésoderme. Ces cellules s'organisent bientôt en une formation endothéliale réticulée qui se condense en un tube endothélial, première forme du cœur (*C*, fig. 113).

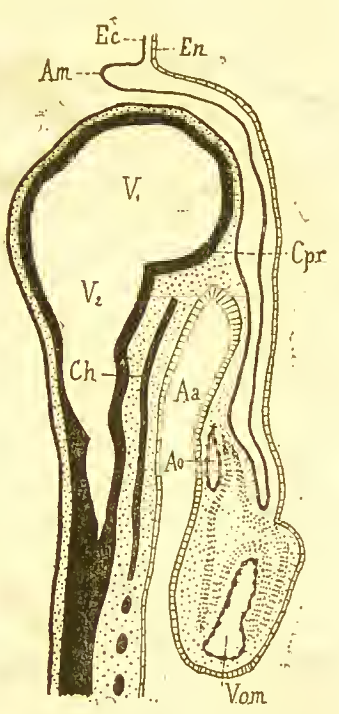


Fig. 111. — Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure d'un embryon de poulet a la quarantième heure d'incubation (demi-schématique).

En 1866, Dareste, dans une communication à l'Académie

En, entoderme de la vésicule ombilicale; — *Ec*, ectoderme extra-embryonnaire; — *Am*, repli amniotique; — V_1, V_2, vésicules cérébrales; — *Ch*, corde dorsale; — *Aa*, aditus anterior; — *Ao*, aorte et *Vom*, veine omphalo-mésentérique contenues dans le repli céphalique; — *Cpr*, crâne præcordal.

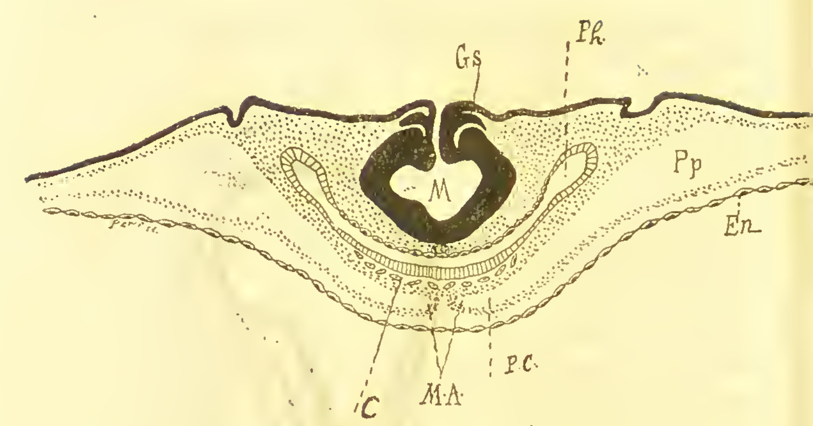


FIG. 112. — COUPE TRANSVERSALE FAITE AU NIVEAU DE LA FOSSE CARDIAQUE D'UN EMBRYON DE POULET, A LA VINGT-SIXIÈME HEURE.

M, moelle ; — *Gs*, ganglion spinal ; — *Ph*, pharynx ; — *En*, entoderme de la vésicule du jaune ; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale ; — *PC*, future cavité péricardique ; — *C*, cellules cardiaques ; — *MA*, mésocarde antérieur (d'après Mathias Duval, *Atlas*).



FIG. 113. — COUPE TRANSVERSALE PASSANT PAR LA FOSSE CARDIAQUE D'UN EMBRYON DE POULET, A LA VINGT-SEPTIÈME HEURE D'INCUBATION.

M, moelle ; — *Ph*, pharynx ; — *C*, cœur ; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale ; — *Pc*, future cavité péricardique ; — *Mca*, mésocarde antérieur ; — *En*, entoderme du jaune (d'après M. Duval, *Atlas*).

des sciences, montra que le cœur se développe par deux rudiments séparés qui se fusionnent ensuite en un seul.

Cette *dualité primitive du cœur* a été retrouvée, chez le lapin et chez les mammifères, par Kölliker, Hensen, His, etc. Les figures de Kölliker (1) montrent, chez le lapin, les deux rudiments pairs du cœur, très distants l'un de l'autre, avant la fermeture de la gouttière pharyngienne. Dans les ouvrages les plus récents, dans le traité d'O. Hertwig, par exemple (1888), on trouve des figures semblables.

Mais, dans la dernière édition du traité d'anatomie de Sappey (1889), il n'est point fait mention de cette dualité qui serait seulement apparente, d'après les dernières recherches de Mathias Duval.

En effet, en étudiant attentivement les figures de l'Atlas d'embryologie de cet auteur, on s'explique l'erreur d'interprétation d'où est sortie la théorie de la dualité primitive.

Un cœur de poulet à la 27e heure d'incubation (fig. 114, *I*), vu en surface, présente un sillon médian qui donne la sensation de l'accolement de deux tubes. Sur une coupe tranversale de l'organe à ce stade (fig. 113), le cœur (*C*) est représenté par un tube endothélial unique ; en avant du tube, le mésoderme s'avance, de chaque côté, vers la ligne médiane et, à ce moment, les feuillets mésodermiques sont séparés par un léger intervalle qui se traduit par un sillon médian à la surface de l'organe.

(1) Fig. 208-209 du *Traité d'embryologie*, 1882.

La dualité endothéliale du cœur n'existe donc pas; c'est l'enveloppe mésodermique qui, seule, est double (1).

Ce fait offre un grand intérêt, au point de vue de la morphologie générale. On sait, en effet, que chez les vertébrés inférieurs, poissons, amphibies, le cœur est impair, dès son apparition. Les vertébrés supérieurs, reptiles, oiseaux et mammifères rentreraient donc dans le même type et le premier rudiment du cœur serait unique dans toute la série des vertébrés.

Les lames du mésoderme, en s'avançant dans la *fosse cardiaque*, pour envelopper le cœur, forment, sur la ligne médiane, en arrière et en avant de l'organe, le *mésocarde antérieur* (*Mca*) et le *mésocarde postérieur*.

Les premiers rudiments cardiaques se montrent vers le 15e jour, chez l'homme; au 8e jour, chez le lapin.

Chez le poulet, on peut voir battre le cœur vers la fin du second jour d'incubation, à la 40e heure environ.

Évolution du tube cardiaque. — Tout d'abord (15e jour), le cœur est constitué par un simple tube renflé recevant, par son extrémité postérieure, les deux veines omphalo-mésentériques (*OM*, fig. 114, I), et émettant par son extrémité antérieure le bulbe aortique (*Ao*).

(1) S'il en était de même chez le lapin, les figures de Kölliker, dont nous parlons plus haut, ne pourraient s'expliquer qu'en admettant qu'elles montrent, non pas les deux rudiments du cœur, mais une coupe des deux veines omphalo-mésentériques. C'est un point qui demande de nouvelles recherches.

A ce stade, représenté par les figures I et II du

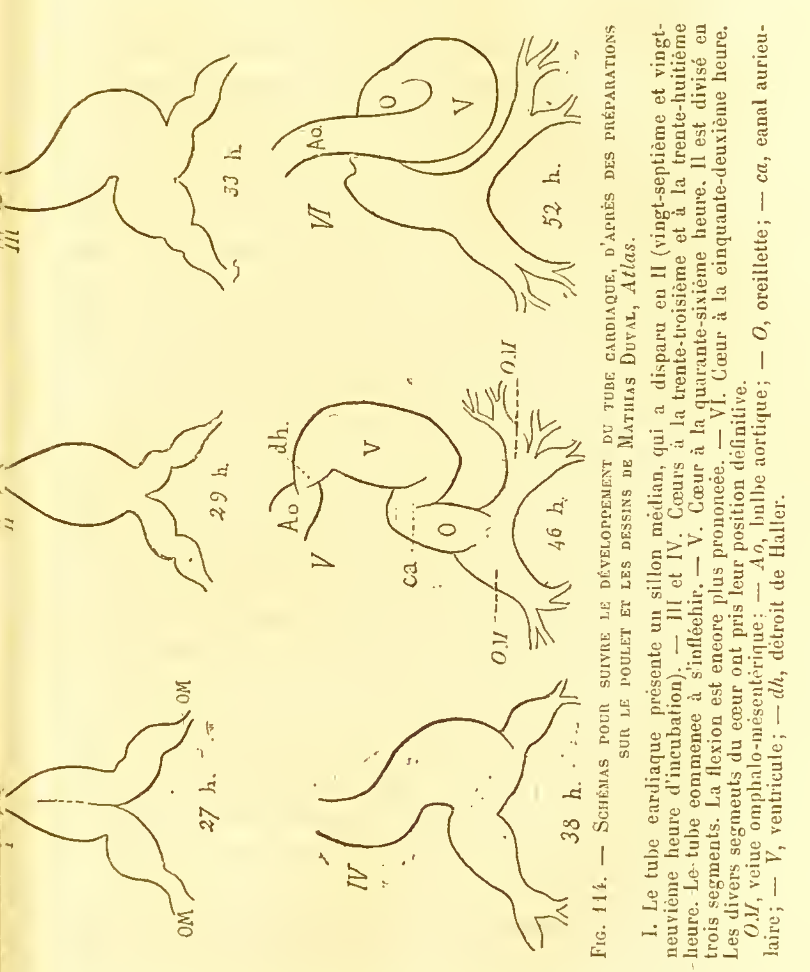


Fig. 114. — Schémas pour suivre le développement du tube cardiaque, d'après des préparations sur le poulet et les dessins de Mathias Duval, *Atlas*.

I. Le tube cardiaque présente un sillon médian, qui a disparu en II (vingt-septième et vingt-neuvième heure d'incubation). — III et IV. Cœurs à la trente-troisième et à la trente-huitième heure. Le tube commence à s'infléchir. — V. Cœur à la quarante-sixième heure. Il est divisé en trois segments. La flexion est encore plus prononcée. — VI. Cœur à la cinquante-deuxième heure. Les divers segments du cœur ont pris leur position définitive.

OM, veine omphalo-mésentérique; — *Ao*, bulbe aortique; — *O*, oreillette; — *ca*, canal auriculaire; — *V*, ventricule; — *dh*, détroit de Haller.

schéma, le cœur est analogue au cœur des ascidies.

En II, le sillon médian, simulant une cloison, a disparu.

Le tube présente bientôt des rétrécissements et des portions dilatées, en même temps qu'il s'infléchit et se tord sur lui-même.

On peut suivre cette évolution sur les schémas I, II, III, IV, V, VI, extraits des figures de l'*Atlas* de Mathias Duval. Ils proviennent donc du poulet, mais ils peuvent convenir à l'homme, pourvu que l'on change la chronologie des stades.

Vers le 18e jour, le tube s'allonge, et, comme ses extrémités sont fixes, il faut qu'il s'infléchisse sur lui-même. L'ensemble de l'organe rappelle un S italique (III et IV). Le tube présente ensuite deux étranglements qui le divisent en trois segments (schéma V). D'arrière en avant, on trouve d'abord une portion dilatée, au confluent des deux veines omphalo-mésentériques ; cette cavité veineuse est l'*oreillette primitive* (*O*). Celle-ci est limitée, en avant, par un rétrécissement appelé *canal auriculaire* (*ca*). En avant de ce canal se trouve le *ventricule* (*V*) séparé, par le *détroit de Haller* (*dh*), d'une dernière portion, le *bulbe aortique* (*Ao*).

Nous avons donc un cœur à deux cavités, une oreillette et un ventricule, disposition qui rappelle tout à fait le cœur des poissons. Remarquons, en passant, combien, pour le cœur, l'ontogénie répète la phylogénie.

Chez l'homme et chez les mammifères, le détroit de Haller est peu marqué et n'a qu'une existence transitoire.

La flexion du tube se prononce davantage dans le schéma V; il prend la forme d'un U horizontalement placé et dont la concavité regarde à gauche.

Ce mouvement s'accentuant, la portion inférieure ou auriculaire (*O*) tend à monter et finit par se placer (*VI*) en arrière et en haut du ventricule. La face antérieure de l'oreillette (*O*) présente une concavité, dans laquelle se loge le bulbe aortique (*Ao*). Le tube infléchi et tordu sur lui-même rappelle alors le cou d'un cygne.

Ecker a trouvé cette évolution déjà accomplie sur un embryon humain de la 3e semaine.

Le cœur augmente de volume pendant que ces phénomènes s'accomplissent; le ventricule fait saillie à droite; sur les côtés de l'oreillette, se développent les auricules qui offrent de grandes dimensions.

Configuration définitive de l'intérieur du cœur. — Grâce aux changements intérieurs que nous allons suivre, l'organe primitif à deux cavités (cœur du poisson) deviendra un organe bi-ventriculaire et bi-auriculaire, avec séparation complète des courants artériels et veineux.

Cloisonnement du ventricule primitif. — Entre la 3e et la 4e semaine, les parois du ventricule ont pris une épaisseur relativement grande par la multiplication des fibres musculaires. A la surface extérieure, se montre le *sillon inter-ventriculaire.*

A l'intérieur, un pli semi-lunaire s'élève de la partie inférieure et postérieure du ventricule, suivant une ligne correspondant au sillon extérieur. Ce pli concave regarde en haut, vers l'aorte et l'oreil-

lette; le myocarde participe à sa formation. Il croît rapidement et, à la 7e semaine, la cloison est complète. Les ventricules communiquent alors avec l'oreillette par deux orifices distincts dont les lèvres présentent les rudiments des *valvules auriculo-ventriculaires;* celles-ci se développent complètement dans le cours du troisième mois.

Au-dessus du septum, le sang des deux ventricules se mélange encore dans l'oreillette.

Cloisonnement du bulbe aortique. — Le cloisonnement des ventricules est musculaire, celui du bulbe est purement fibreux. Vers la huitième semaine, un pli en spirale divise, de haut en bas, le bulbe aortique en deux vaisseaux, l'*aorte* et l'*artère pulmonaire*. A la partie inférieure du bulbe, la cloison rencontre des bourrelets semi-sphériques, rudiments des *valvules semi-lunaires*, formés par l'endothélium. Ces bourrelets, au nombre de quatre, d'après Gegenbaur (fig. 115), sont répartis par la cloison entre les deux orifices artériels. La division est telle que chaque orifice est muni de trois valvules. En effet, elle se fait, suivant le petit axe de la figure A ; la cloison ne partage en deux parties que deux des bourrelets primitifs.

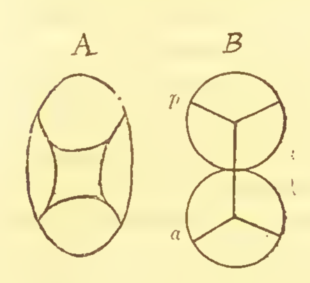


Fig. 115. — Schéma de Gegenbaur pour la formation des valvules sigmoïdes.

A, tronc artériel indivis avec les quatre rudiments valvulaires ; — *B*, division du tronc artériel en artère pulmonaire *p* et aorte *a*, chacune avec trois valvules.

Les deux autres restent intacts, un dans chaque artère.

Cloisonnement de l'oreillette. — La cloison inter-auriculaire commence à se développer, quand le ventricule est cloisonné. Un pli, en forme de croissant, en continuité avec le bord supérieur du septum inter-ventriculaire, se montre sur la paroi antérieure de l'oreillette. Sur la face opposée, s'élève, un peu plus tard, un autre pli en croissant, portant le nom de *valvule du trou ovale*. Les concavités des deux replis se regardent et limitent par conséquent un orifice, le *trou ovale* ou *trou de Botal* qui fait communiquer les deux oreillettes. La *valvule d'Eustachi*, très développée, à l'embouchure de la veine cave inférieure, arrive jusqu'au trou ovale, de telle sorte que le sang de la veine cave inférieure passe dans l'oreillette gauche.

Le trou ovale persiste jusqu'au moment de la naissance. Après, la valvule du trou ovale se soude au pli antérieur, pour séparer définitivement les oreillettes. La communication des deux oreillettes à l'état fœtal laisse souvent comme vestige, chez l'adulte, une fissure placée à la partie supérieure de la *fosse ovale*.

Histogénie. — Le cœur est, en somme, comme l'ont bien dit Robin et Cadiat, un renflement de la couche moyenne des veines, avec substitution d'une espèce de faisceaux contractiles, les fibres striées, à une autre espèce, les fibres cellules. L'endocarde est aussi une expansion de l'endothélium des veines.

Le myocarde présente un état spongieux, jusqu'au second mois. Il devient ensuite plus dense, et, l'on peut, avec Kölliker, considérer les fibres musculaires du cœur comme définitivement formées au milieu de la vie intra-utérine. Elles n'auront ensuite qu'à s'accroître. Les fibres musculaires cardiaques proviennent de cellules musculaires fusiformes et étoilées qui, s'anastomosant entre elles, forment le réseau cardiaque.

Position du cœur. — Le cœur est tout d'abord situé en avant de la première protovertèbre, par conséquent sous le renflement céphalique, dans la région cervicale. Au fur et à mesure que le cou s'allonge, le cœur semble descendre ; vers deux mois et demi, il est contenu dans la cavité thoracique complètement fermée. Les parois thoraciques peuvent ne pas se fermer ; le cœur n'est pas à sa place et l'organe est dit en *ectopie ;* il peut, anormalement, rester dans la région cervicale (*ectocardie cervicale*).

La descente relative du cœur explique pourquoi les nerfs cardiaques naissent presque tous de la région cervicale. L'aponévrose cervico-péricardique témoigne aussi, par sa présence, de la position primitive.

II. PÉRICARDE

La cavité péricardique est un prolongement antérieur de la cavité pleuro-péritonéale. Sur les coupes transversales, on voit les lames mésodermiques s'avancer dans la fosse cardiaque (fig. 113, pag. 260). La cavité (*Pc*), qu'elles limitent, est séparée de la

grande cavité, sur les côtés, par un mésocarde latéral; en bas, par le diaphragme. Le péricarde est isolé et indépendant au second mois.

Les parois fibreuses péricardiques se constituent aux dépens des lames mésodermiques qui limitent la cavité du péricarde. Comme dans le péritoine, le revêtement séreux naît sur place.

Malformations du cœur. — On a observé de nombreux cas de *cœur double*. Sœmmering, Meckel, Plantade, etc., ont trouvé deux cœurs chez l'oie, chez le poulet.

La recherche de l'explication de ces faits avait conduit Dareste à la théorie de la dualité primitive du cœur. Pour lui, il s'agissait d'un arrêt de développement.

D'après les nouveaux faits établis par Mathias Duval, l'explication sera différente mais tout aussi simple : le cœur étant double comme mésoderme, et sa formation endothéliale étant d'abord réticulée, il faudra bien peu de chose, étant donnée cette dualité mésodermique, pour que le réseau endothélial se fusionne en deux tubes au lieu de se condenser en un seul.

Le cœur présente, enfin, un grand nombre de malformations consistant en une *absence* ou en un *défaut de cloisonnement* des diverses cavités. Il peut se produire des arrêts de développement du cloisonnement à tous les moments de l'évolution embryogénique; on peut donc prévoir combien est grand le nombre des anomalies possibles.

Dans cette catégorie de faits, rentrent les cas de

persistance du *trou de Botal*. On admet aujourd'hui, avec Gintrac, que cette persistance est due à un rétrécissement de l'artère pulmonaire chez le fœtus. Le sang lancé par le ventricule droit, ne pouvant passer dans l'artère pulmonaire, reflue dans l'oreillette droite et, de là, dans la gauche, par le trou de Botal, que ce passage anormal du sang empêche de se fermer. La communication des deux oreillettes et le mélange du sang veineux et du sang artériel coïncident avec un ensemble de troubles fonctionnels désigné sous le nom de *maladie bleue*. Les téguments sont d'un bleu livide, surtout aux lèvres, aux joues, au nez, aux mains et aux pieds. La cyanose augmente par les mouvements du malade. La peau froide, couverte de sueur donne au toucher la même sensation que la peau des animaux à sang froid.

La persistance du canal artériel pourrait produire les mêmes effets.

III. VAISSEAUX

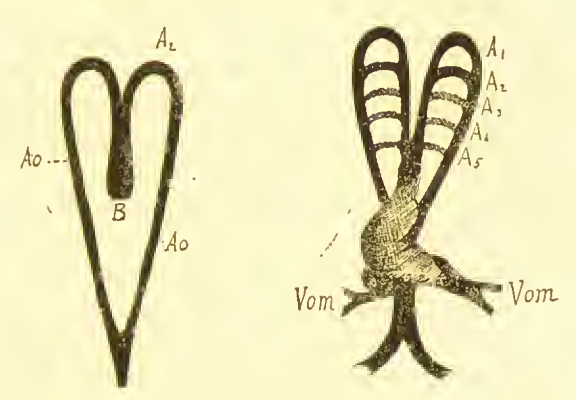
1° SYSTÈME ARTÉRIEL.

Les vaisseaux se développent sur place, sous forme de capillaires, et se mettent ensuite en relation avec le cœur, soit par les vaisseaux préexistants, soit directement.

L'arbre vasculaire ne se forme pas d'emblée tel qu'il doit être. Il se produit, en effet, des rameaux transitoires qui disparaissent, chez l'homme et les mammifères supérieurs, mais qui persistent, à l'état fixe, chez certains vertébrés inférieurs. Leur présence

temporaire chez les premiers est un argument de plus pour établir les relations de causalité existant entre l'ontogénèse et la phylogénèse.

Arcs aortiques. — Le système artériel, surtout



SCHÉMAS DESTINÉS A MONTRER LA FORMATION DES ARCS AORTIQUES.

FIG. 116.

B, bulbe aortique; — *Ao*, *Ao*, aortes descendantes formant plus bas l'aorte impaire; — A_1, premier arc aortique.

FIG. 117.

Vom, *Vom*, veines omphalo-mésentériques allant au cœur; — A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, les cinq arcs aortiques.

dans le voisinage du cœur, est fort intéressant à ce point de vue.

Le cœur émet, par son extrémité antérieure, un *tronc artériel* (*B*, fig. 116). Celui-ci longe la ligne médiane et antérieure des parois cervicales et se divise en deux branches qui s'appliquent sur les parois latérales du cou et, plus spécialement, sur le premier arc branchial, en constituant la *première*

paire d'arcs aortiques (*Ar*). Les deux premiers arcs, ayant atteint la colonne vertébrale, se continuent, le long de celle-ci, par les *deux aortes descendeants* (*Ao*) dont la fusion donne naissance, plus bas, à l'*aorte impaire*.

Quand les autres arcs branchiaux se sont formés, on voit paraître d'autres *arcs aortiques* que l'on peut considérer comme des anastomoses transversales entre la branche ascendante et la branche descendante du premier arc aortique (fig. 117).

Cinq paires d'arcs aortiques se développent chez tous les vertébrés.

Chez tous les vertébrés supérieurs, on les observe aussi, quoique ceux-ci ne possèdent pas de cinquième arc. Mais, chez eux, les cinq paires d'arcs aortiques n'existent jamais toutes les cinq à la fois. A mesure que les paires inférieures se montrent, les supérieures disparaissent. Le plus souvent, on en rencontre trois paires.

Nous avons déjà fait remarquer que la présence de l'appareil branchial chez les vertébrés supérieurs ne peut s'expliquer que par l'histoire ancestrale.

Comme l'appareil lui-même, les arcs aortiques ne tardent pas à disparaître, mais en partie seulement.

Évolution des arcs aortiques. — Les transformations des arcs aortiques ont été très bien décrites par Rathke (fig. 118).

La portion antérieure du *premier arc* forme la *carotide primitive* (*cp*) et la *carotide externe* (*ce*); la portion descendante forme la *carotide interne* (*ci*); la portion intermédiaire disparaît.

Le *deuxième arc* ne laisse aucun vestige.

Le *troisième* fournit la petite crosse que présente l'*origine* de la *carotide interne*.

Le *quatrième* donne : à gauche, la *crosse de l'aorte* (*Cr*) et la *sous-clavière* (*scg*) ; à droite, le *tronc brachio-céphalique* (*Br*) et la *sous-clavière* (*sc*). Cette homologie de la sous-clavière droite avec la crosse de l'aorte explique le rapport du nerf récurrent avec l'aorte à gauche, avec la sous-clavière à droite.

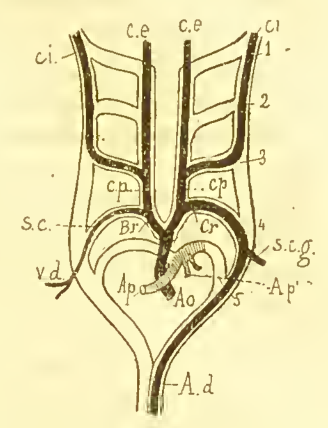


Fig. 118. — Transformations des arcs artériels chez les mammifères (les canaux en blanc représentent les parties qui disparaissent ; les traits noirs sont celles qui persistent).

Ao, aorte ; — *Cr*, crosse de l'aorte ; — *Br*, tronc brachio-céphalique droit ; — *cp*, carotide primitive : — *scg*, artère sous-clavière gauche ; — *sc*, sous-clavière droite ; — *vd*, artère vertébrale droite ; — *ci*, carotide interne ; — *ce*, carotide externe ; — *Ap*, artère pulmonaire ; — *Ap'*, branches de l'artère pulmonaire ; — 1, 2, 3, 4, 5, les cinq arcs aortiques ; — *Ad*, aorte descendante.

Le *cinquième* disparaît à droite. A gauche, quand le bulbe aortique sera divisé en aorte et artère pulmonaire, il formera *l'artère pulmonaire* (*Ap*) qui se divise en deux branches, une pour chaque poumon. L'artère pulmonaire reste en relation, pendant toute la vie fœtale, avec la crosse de l'aorte, par un segment du cinquième arc nommé *canal artériel* (*CA*, fig. 127, p. 290). Ce canal ne s'oblitère qu'après la naissance. Sa présence permet au

sang veineux, lancé par le ventricule droit, de passer dans l'aorte.

Par la croissance ultérieure, ces troncs prendront leurs rapports définitifs. L'aorte résulte de la fusion, de haut en bas, des deux *aortes primitives.* La dualité de l'aorte peut persister comme anomalie.

Artères périphériques. — Elles se développent, aux dépens du feuillet moyen, par des cordons cellulaires pleins qui se creusent ensuite d'un canal central. En étudiant les circulations fœtales, nous signalerons les artères périphériques pouvant nous intéresser.

2° SYSTÈME VEINEUX.

On peut grouper les veines en trois systèmes :

A. *Système de la veine porte.*

B. *Système veineux général.*

C. *Système veineux pulmonaire.*

A. Formation du système porte.

La veine porte amène au foie le sang de la portion sous-diaphragmatique du tube digestif et des organes annexes de ce tube. Née d'un réseau capillaire, elle se résout de nouveau en réseau capillaire dans le foie.

Le système porte n'arrive à son état définitif qu'après un certain nombre de dispositions transitoires. Les premiers vaisseaux embryonnaires se développent sur les parois de la vésicule ombilicale. L'aorte descendante (*Ao*, fig. 125, p. 285)

fournit les deux *artères omphalo-mésentériques* (*Avd*, *Avg*), qui se distribuent en réseau sur le segment supérieur des parois de la vésicule. Sur la figure 125, représentant un embryon de poulet, les vaisseaux se répandent dans une portion de l'aire opaque appelée aire vasculaire. Les deux artères se résolvent en un réseau d'où naissent les deux *veines omphalo-mésentériques* (*Vvd*, *Vvg*) qui se réunissent en un tronc volumineux (*Sv*), pour se jeter dans l'oreillette encore unique du cœur (*T*, fig. 119).

Les artères omphalo-mésentériques perdent bientôt leur importance. La gauche disparaît. La droite, qui fournit aussi des vaisseaux à l'intestin, persiste en donnant l'*artère mésentérique supérieure*.

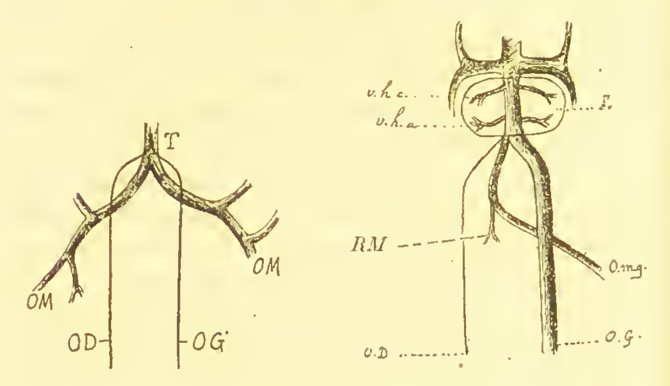
L'ensemble des vaisseaux omphalo-mésentériques constitue l'appareil de la circulation vitelline ou première circulation.

Cette première circulation est de peu de durée. En effet, la vésicule allantoïde se forme (*Val*, fig. 126, p. 288). L'aorte émet les *deux artères ombilicales* que l'on peut considérer comme terminales, à cause de leur volume. Ces deux artères vascularisent d'abord tout le chorion, apportent ensuite plus spécialement le sang fœtal au placenta ; de leur réseau capillaire, naissent les *deux veines ombilicales* qui, rentrées dans l'abdomen par l'ombilic, viennent s'ouvrir dans le tronc des veines omphalo-mésentériques (*T*, fig. 119).

Mais, vers la 4e semaine, le système omphalo-mésentérique a déjà perdu de son importance. La veine droite s'atrophie ; seule la veine omphalo-mé-

sentérique gauche persiste (*Omg*, fig. 120) et reçoit de l'intestin une *veine mésentérique* (*RM*).

Par contre, les veines ombilicales deviennent de plus en plus volumineuses, elles s'approprient le tronc des veines omphalo-mésentériques et re-



FORMATION DU SYSTÈME PORTE.

FIG. 119.

OD, veine ombilicale droite; — *OG*, veine ombilicale gauche; — *OM*, *OM*, les deux veines omphalo-mésentériques en plein développement; — *T*, tronc des veines omphalo-mésentériques.

FIG. 120.

OD, veine ombilicale droite, en voie de disparition; — *OG*, veine ombilicale gauche devenue prépondérante; — *Omg*, veine omphalo-mésentérique gauche persistante et recevant le rameau mésentérique, *RM*; — *F*, foie; — *vha*, veine hépatique afférente; — *vhe*, veine hépatique efférente.

çoivent, à leur tour, la veine omphalo-mésentérique persistante (fig. 120).

Le foie (*F*) se développe autour du tronc ombilical qui émet les *veines hépatiques afférentes* (*vha*). Les *veines hépatiques efférentes* (*vhe*) naissent dans le

foie lui-même et vont se jeter dans la partie supérieure du *tronc ombilical.*

La veine ombilicale droite (*OD*) disparaît alors.

La veine ombilicale gauche (*OG*) se place sur la ligne médiane et augmente de volume (fig. 121).

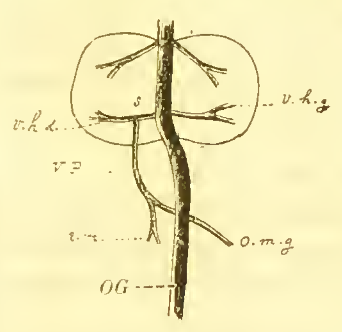


Fig. 121.

Formation du système porte (suite).

Omg, veine omphalo-mésentérique gauche; — *rm*, rameau mésentérique; — *VP*, tronc de la veine porte; — *vhg*, veine hépatique afférente gauche; — *vhd.* veine hépatique afférente droite; — *s*, sinus de la veine porte. La veine ombilicale gauche *OG* persiste seule.

Cette modification des veines ombilicales en amène une autre dans l'abouchement de la veine omphalo-mésentérique gauche (*Omg*) qui, au lieu de s'aboucher dans la veine ombilicale, comme dans la figure 120, se jette (fig. 121) dans la branche afférente hépatique droite (*vhd.*).

A mesure que les intestins se développent, le *rameau mésentérique* (*rm*) de la veine omphalo-mésentérique gauche prend une importance plus grande; au moment de la naissance, quand la veine ombilicale n'apporte plus le sang placentaire, ce même rameau mésentérique devient prépondérant dans la circulation abdominale.

Le tronc omphalo-mésentérique, compris entre l'embouchure de la veine mésentérique (*rm*) et son point d'union avec la veine afférente droite (*s*), formera le tronc de la veine porte (*VP*).

La veine hépatique afférente gauche et le tronc d'origine de la veine afférente droite forment la branche gauche de la veine porte, la branche droite étant formée par la veine afférente droite.

Ainsi, la veine omphalo-mésentérique finit par s'approprier complètement les rameaux afférents qui venaient de l'ombilicale. Quand cette substitution est accomplie, le lobe gauche du foie reçoit moins de sang, d'où la diminution de son volume.

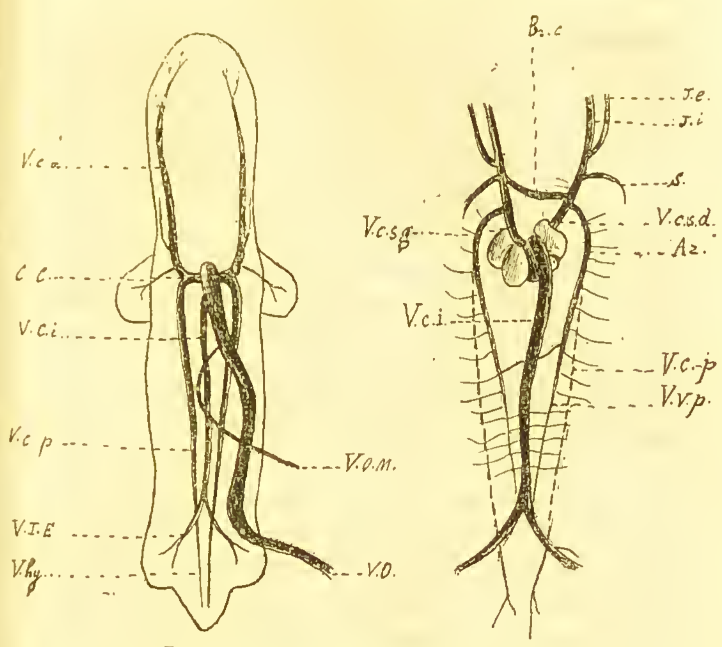
B. Système veineux général.

Le système veineux général est d'abord représenté par les *veines cardinales* qui se montrent, immédiatement après les veines omphalo-mésentériques, vers la 3e semaine.

Il y a quatre veines cardinales, deux antérieures, deux postérieures (*Vca*, *Vcp*, fig. 122).

Veines cardinales antérieures. — Ces veines prennent leur origine dans la cavité crânienne, où elles forment une anastomose qui sera le futur *sinus transverse*. Elles sortent d'abord du crâne par un trou situé en avant de la région auditive. Cet orifice s'oblitère plus tard et le sang revient alors par la *jugulaire interne*. Le tronc qui sortait par le premier trou formera la *jugulaire externe*.

Veines cardinales postérieures. — Les deux veines cardinales postérieures sont d'abord formées par les *veines du corps de Wolff* et par des rameaux veineux correspondant aux *veines lombaires* et *intercostales ;* enfin, elles reçoivent, par leur extrémité postérieure, les *veines crurales* (*VIE*).



Formation du système veineux général (1).

Fig. 122. — Système des veines cardinales, au moment ou la circulation placentaire vient de s'établir.

VO, veine ombilicale; — *Vom*, veine omphalo-mésentérique gauche persistante; — *Vca*, veine cardinale antérieure; — *Vcp*, veine cardinale postérieure; — *CC*, canaux de Cuvier; — *Vci*, veine cave inférieure; — *VIE*, veine iliaque externe; — *Vhy*, veine hypogastrique (d'après Kölliker).

Fig. 123. — Formation des veines caves.

Vcp, veine cardinale postérieure (en pointillé) en voie de disparition; — *Vvp*, veine vertébrale postérieure; — *Vci*, veine cave inférieure; — *Az*, veine azygos; — *Vcsd*, veine cave supérieure droite; — *Vcsg*, veine cave supérieure gauche; — *s*, sousclavière; — *Brc*, tronc veineux brachio-céphalique; — *Je*, veine jugulaire externe; — *Ji*, veine jugulaire interne.

(1) Dans ces figures, les parties droites et les parties gauches correspondent à la droite et à la gauche du lecteur.

Canaux de Cuvier. — Les quatre veines cardinales se réunissent deux à deux, de chaque côté, et donnent naissance à deux troncs, les canaux de Cuvier (*CC*) qui vont s'ouvrir dans le tronc de la veine ombilicale (*VO*), tout près de l'oreillette.

La veine cave inférieure (*Vci*), dont nous étudierons le développement plus bas, s'ouvre aussi dans le tronc déjà commun aux canaux de Cuvier et à la veine ombilicale et, comme elle a pris une importance majeure, le tronc commun qui s'ouvre dans l'oreillette semble lui appartenir.

Formation de la veine cave supérieure. — Les dispositions, que nous venons de décrire, ne durent pas longtemps.

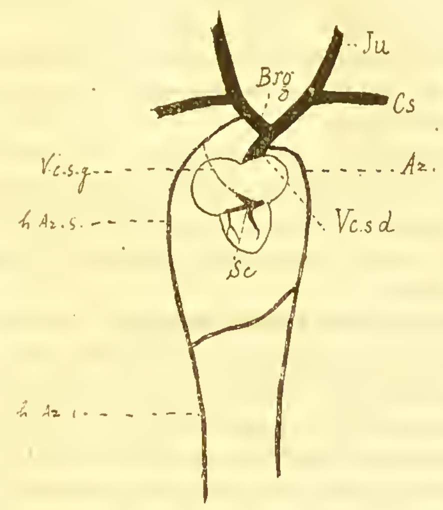
Le tronc veineux, formé par la convergence des canaux de Cuvier et de la veine cave inférieure, rentre, en effet, bientôt dans l'aire de l'oreillette droite dilatée qui reçoit, dès lors, trois grosses veines : les deux canaux de Cuvier et la veine cave inférieure (fig. 122).

Or, les deux canaux de Cuvier prennent, dès ce moment, le nom de *veines caves supérieures*. Il y a donc, à ce stade, une veine cave supérieure droite (*Vcsd*), une veine cave supérieure gauche (*Vcsg*, fig. 123).

Vers la fin du 2[e] mois, un canal transversal (*Brc*, fig. 123), unissant les deux veines cardinales antérieures, conduit le sang des veines jugulaires gauches dans le tronc de la veine cardinale droite.

En même temps, le canal de Cuvier gauche ou veine cave supérieure gauche (*Vcsg*) devient oblique, puis

disparaît au 4e mois (fig. 124). Il ne reste de lui que le *sinus coronaire* (*Sc*), dans lequel s'ouvrent la



FORMATION DU SYSTÈME VEINEUX GÉNÉRAL (suite) (1).

FIG. 124. — CŒUR ET TRONCS VEINEUX PERSISTANTS.

Vcsd, veine cave supérieure droite ; — *Vcsg*, veine cave supérieure gauche en voie de disparition ; — *Sc*, sinus coronaire ; — *Ju*, tronc de la jugulaire ; — *Cs*, veine sous-clavière formant le tronc veineux brachio-céphalique droit ; — *Brg*, trone veineux brachio-céphalique gauche ; — *Az*, grande azygos ; — *hAzs*, hemi-azygos supérieure ; — *hAzi*, hemi-azygos inférieure (d'après Kölliker).

grande veine coronaire et les veines postérieures du cœur.

La veine cave supérieure droite (*Vcsd*) persiste ; le

(1) La note, placée au bas de la page 279, s'applique à cette figure.

canal unissant les deux jugulaires (*Brc*) forme le *tronc veineux brachio-céphalique gauche* (*Brg*); le tronc droit résulte de l'union de la veine sous-clavière (*Cs*) avec la jugulaire droite (*Ju*).

Ainsi, le système asymétrique de la veine cave supérieure de l'adulte a été précédé par un système pair et symétrique.

Il est intéressant de rapprocher de cette évolution les cas de persistance de la veine cave gauche chez l'homme. Certains mammifères conservent d'ailleurs deux veines caves supérieures pendant toute leur vie.

Formation des veines azygos. — Le système des veines azygos représente une grande voie anastomotique entre la veine cave inférieure et la veine cave supérieure. Il apparaît, après les veines cardinales, et se développe, en partie, à leurs dépens.

Les parties moyennes des veines cardinales postérieures disparaissent; elles sont représentées par une ligne pointillée sur la figure 123. Dès lors, les veines lombaires et les dernières intercostales se jettent dans la veine cave inférieure ou se réunissent en deux troncs nouveaux, les *veines vertébrales postérieures* (*Vvp*, fig. 123). Entre celles-ci, se forme une anastomose transversale qui passe derrière l'aorte.

La veine vertébrale postérieure droite, avec la terminaison de l'ancienne veine cardinale postérieure droite, forme la *grande azygos* (*Az*) qui va s'ouvrir dans la veine cave supérieure.

La veine vertébrale postérieure gauche donne

naissance, par sa portion située au-dessus de l'anastomose transversale, au *tronc des veines intercostales supérieures* ou *hémiazygos supérieure* (*hAzs*, fig. 124). Celle-ci se jette dans le tronc veineux brachio-céphalique du même côté. Par la portion située au-dessous de l'anastomose, la veine vertébrale postérieure gauche forme l'*hémiazygos inférieure* ou *petite azygos* (*hAzi*).

Formation de la veine cave inférieure. — Vers la 5e semaine, la veine cave inférieure (*Vci*) est formée. Elle reçoit des veines du corps de Wolff, des reins, et des organes génitaux internes.

En arrière, elle s'anastomose avec les veines cardinales postérieures exactement au point où ces veines reçoivent les *veines caudales* (*VHy*) et la *veine crurale* (*VIE*, fig. 122).

Aussi, quand la partie moyenne de la veine cardinale aura disparu, la veine cave inférieure recevra ces derniers troncs veineux qui formeront la *veine hypogastrique* (*VHy*) et la *veine iliaque externe* (*VIE*). Les deux branches de bifurcation de la veine cave deviendront alors les *veines iliaques primitives.*

L'extrémité antérieure de la veine cave se creuse un sillon dans le bord postérieur du foie et reçoit, à ce niveau, les veines hépatiques efférentes et le *canal veineux d'Aranzi* qui, chez le fœtus, semble continuer le tronc de la veine ombilicale. Le *canal veineux* (*CVA*, fig. 127, p. 290) est d'abord plus volumineux que la veine cave; à la naissance, celle-ci l'emporte un peu cependant par son volume.

C. Système veineux pulmonaire.

Ce système ne prendra son importance qu'après la naissance. Nous savons que l'artère pulmonaire provient du cinquième arc aortique. Les veines pulmonaires se développent de très bonne heure, en même temps que le système veineux général. Le sang, lancé par l'artère pulmonaire, passe, pour la plus grande partie, dans l'aorte descendante, par le *canal artériel* (*CA*, fig. 127, p. 290). Une portion se distribue aux poumons et revient à l'oreillette gauche par les veines pulmonaires. Le poumon possède encore des artères et des veines bronchiques plus spécialement affectées à la nutrition de l'organe.

IV. CIRCULATIONS EMBRYONNAIRES

On distingue, chez l'embryon, deux circulations :

1° La *première circulation* ou *circulation omphalo-mésentérique* dite encore *circulation vitelline*.

2° La *seconde circulation* ou *circulation placentaire*. Cette division est trop absolue. Entre les deux, existe une circulation intermédiaire, mixte, qui doit être désignée sous le nom de *circulation vitello-allantoïdienne* et que nous décrirons en son temps.

CIRCULATIONS EMBRYONNAIRES CHEZ LE POULET.

Le poulet nous offre un sujet d'étude simple qui nous servira de type.

1° **Première circulation ou circulation om-**

phalo-mésentérique. — A la fin du 2e jour d'incubation, le cœur bat et la zone interne de l'aire

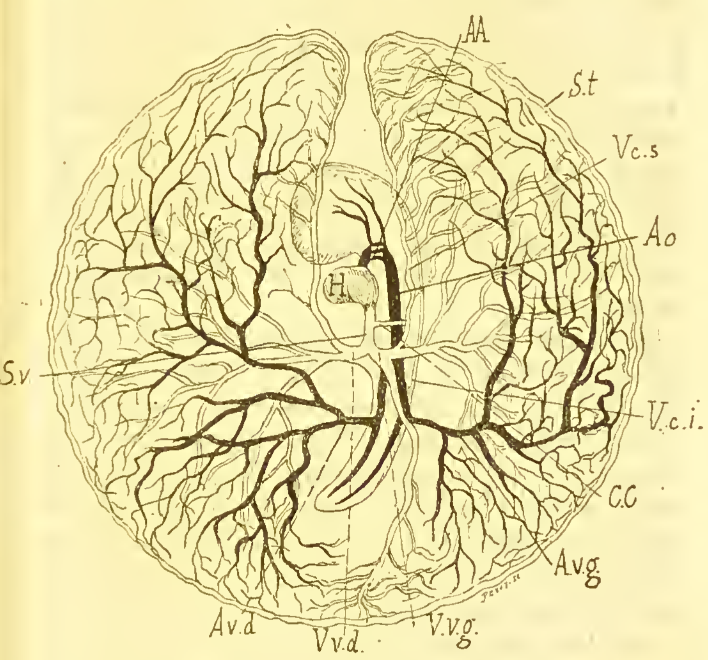


Fig. 125. — Diagramme de la circulation du sac vitellin, a la fin du troisième jour de l'incubation chez le poulet.

H, cœur; — *AA*, deuxième, troisième et quatrième arcs aortiques; — le premier est oblitéré en partie, il a servi à former les carotides; — *Ao*, aorte dorsale; — *Avg*, artère omphalo-mésentérique gauche; — *Avd*, artère omphalo-mésentérique droite; — *St*, sinus terminal; — *Vvg*, *Vvd*, veines omphalo-mésentériques gauche et droite; — *Sv*, sinus veineux; — *Vcs*, veine cardinale supérieure; — *Vci*, veine cardinale inférieure; — *CC*, canal de Cuvier (d'après Balfour).

opaque s'est transformée en aire vasculaire. Rien de

plus simple que cette circulation. Le cœur, par son extrémité antérieure, donne le tronc artériel qui se divise en deux aortes descendantes, de chaque côté de la notocorde. Par leur terminaison, ces aortes donnent les deux *artères omphalo-mésentériques* (*Avd*, *Avg*, fig. 125). Celles-ci se résolvent en capillaires dans l'aire vasculaire ; l'aire transparente ne reçoit que de rares et très petits rameaux. A la limite de cette aire, le réseau capillaire communique avec le *sinus terminal* (*St*) qui reçoit, en outre, quelques-unes des dernières divisions des artères omphalo-mésentériques.

Du réseau capillaire émanent les deux veines omphalo-mésentériques (*Vvd*, *Vvg*) dont le tronc commun (*SV*) s'ouvre à l'extrémité postérieure du cœur (*H*).

Dans le *sinus terminal*, le reste du sang se divise, de chaque côté, en quatre courants. Les deux courants qui se dirigent en arrière, un de chaque côté, se fusionnent, à peu près dans l'axe de l'embryon, en un rameau veineux s'ouvrant dans la veine omphalo-mésentérique gauche.

Les deux courants, dirigés en avant, se réfléchissent pour se porter, chacun, dans la veine omphalo-mésentérique correspondante, ou bien, s'unissent en un seul rameau qui se jette dans le tronc omphalo-mésentérique gauche.

Le sang nutritif ou artériel est apporté à l'embryon par les veines ; les artères ramènent le sang ayant servi à la nutrition sur les parois du sac vitellin, où il puise des éléments nouveaux qu'il rapporte à l'embryon.

Telle est la première circulation, dans son état de plus grande simplicité. On peut l'appeler *première circulation omphalo-mésentérique*, pour la distinguer d'un stade un peu plus avancé qui constituera la *deuxième circulation omphalo-mésentérique.*

Celle-ci s'observe au 3e jour; elle est caractérisée par la *fusion des deux aortes* en une aorte impaire, par l'apparition des trois premières paires d'arcs aortiques et du système des veines cardinales.

2° **Deuxième circulation ou circulation vitello-allantoïdienne.** — Elle s'établit au 4e jour. L'aire vasculaire couvre déjà la moitié du jaune et en couvrira bientôt les deux tiers. L'allantoïde se montre sous la forme d'une vésicule dont les parois sont sillonnées de vaisseaux aux fines ramifications (*Val*, fig. 126). L'aorte, par les iliaques, lui envoie les deux artères *allantoïdiennes* ou *ombilicales* d'où émanent les deux *veines ombilicales.* Celles-ci se jettent dans le tronc des veines omphalo-mésentériques qui se divise lui-même en deux branches, l'une allant au foie et l'autre, le *canal veineux*, se dirigeant directement vers le cœur. Les deux dernières paires d'arcs aortiques apparaissent; la veine omphalo-mésentérique droite s'atrophie, la gauche persiste seule; le système des veines caves commence à se dessiner.

Cette circulation est caractérisée par la co-existence des deux systèmes omphalo-mésentérique et allantoïdien. C'est un stade de transition.

3° **Troisième circulation ou circulation allantoïdienne.** — La vésicule allantoïde s'est développée de plus en plus et, à partir de la seconde moi-

tié du 5[e] jour, la circulation allantoïdienne préside à la nutrition du fœtus par les artères et les veines ombilicales.

L'aire vasculaire, le sinus terminal se sont atro-

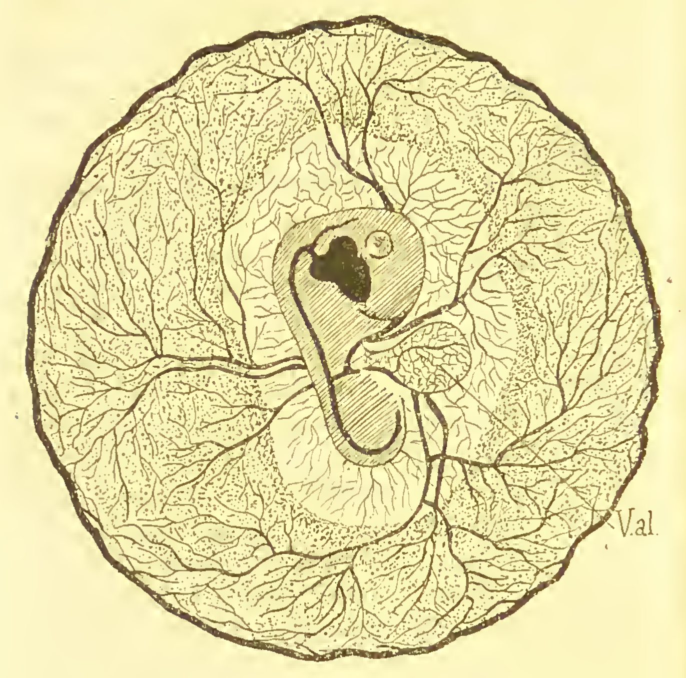


FIG. 126. — ŒUF DE POULET AU QUATRIÈME JOUR D'INCUBATION. CIRCULATION VITELLO-ALLANTOÏDIENNE (grossi deux fois, d'après nature).

Val, vésicule allantoïde.

phiés; les modifications définitives du système veineux sont réalisées. Nous n'insisterons pas sur cette circulation; il est plus intéressant pour nous de connaître la circulation placentaire chez l'homme.

CIRCULATIONS CHEZ L'HOMME.

1° **Circulation omphalo-mésentérique.** — Dans ses points essentiels, elle est semblable à celle du poulet. Au lieu de deux artères omphalo-mésentériques, il y en a un grand nombre qui se distribuent au segment supérieur de la vésicule ombilicale. La plupart s'atrophient; il n'en reste bientôt que deux, puis une seule, la droite.

La 1re *circulation omphalo-mésentérique* s'établit dans la 3e semaine; *la 2e circulation omphalo-mésentérique*, vers la fin de la 3e semaine ou à la quatrième. Elle est caractérisée par la soudure des aortes, etc.

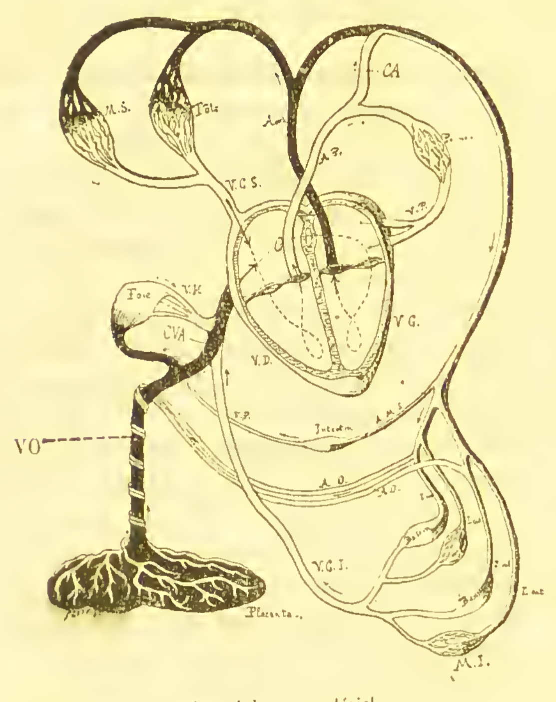
2° **Circulation vitello-allantoïdienne.** — Cette circulation commence à la 4e semaine et finit au 3e mois, quand le placenta est formé. Dès la 4e semaine, le chorion est entièrement vascularisé par les artères ombilicales, branches de l'iliaque interne. Deux veines ombilicales font suite à ces artères. Nous connaissons d'ailleurs leur évolution.

Pendant ce temps, la circulation omphalo-mésentérique continue, mais tend à diminuer, pour disparaître au 3e mois.

3° **Circulation placentaire.** — A cette époque, commence la circulation placentaire qui durera jusqu'à la naissance. Nous savons que le placenta est l'organe où se font les échanges nutritifs entre le sang de la mère et celui du fœtus.

Les deux artères ombilicales (*AO*, *AO*, fig. 127) y apportent le sang veineux qui vient du fœtus, après

avoir servi à la nutrition ; la veine ombilicale (*VO*)



Vaisseaux contenant du sang artériel.
.... veineux.
.... artériel et du sang veineux mélangés.

FIG. 127. — SCHÉMA DE LA CIRCULATION PLACENTAIRE.

Le sang artérialisé part du *placenta* ; au niveau du *foie*, la veine ombilicale *VO* se divise en deux courants ; — *CVA*, canal veineux d'Arantius ; — *VH*, veines hépatiques efférentes ; — *VD*, cœur droit ; — *VG*, cœur gauche ; le ventricule gauche lance le sang dans l'aorte ; — *AMS*, artère mésentérique supérieure ; — *VP*, veine porte ; — *Iint*, artère iliaque interne ; — *Iext*, artère iliaque externe ; — *MI*. membre inférieur ; — *AO*, artère ombilicale ; — *VCI*, veine cave inférieure ; — *VCS*, veine cave supérieure ; — *AP*, artère pulmonaire ; — *CA*, canal artériel ; — *VP*, veines pulmonaires (d'après Preyer).

emporte le sang régénéré, le sang artériel. Ces trois vaisseaux parcourent le cordon ombilical.

La veine ombilicale entre dans le fœtus par l'ombilic, remonte à la face profonde de la paroi abdominale antérieure, pénètre dans le sillon antéro-postérieur gauche du foie et se divise en deux branches : l'une plonge dans le foie, où elle se distribue plus spécialement au lobe gauche, tandis que le lobe droit reçoit le sang de la veine mésentérique et une portion de celui de la veine ombilicale ; l'autre gagne directement la veine cave inférieure, sous le nom de *canal veineux d'Arantius*. La veine cave inférieure reçoit aussi les veines hépatiques efférentes (*VH*) et se jette dans l'oreillette droite.

Ainsi, le sang de la veine ombilicale arrive au cœur avec le sang veineux de la veine cave inférieure (*VCI*) et avec celui qui vient du foie (*VH*). Seul, ce dernier organe reçoit, de la veine ombilicale, du sang pur et sans mélange.

L'*embouchure de la veine cave inférieure* dans l'oreillette droite présente, chez le fœtus, comme l'ont montré Ziegenspeck et Preyer, une disposition particulière. La veine s'ouvre par deux orifices, l'un droit, l'autre gauche, séparés par la *valvule d'Eustachi*. Le sang qui arrive par l'orifice gauche est conduit, par la valvule d'Eustachi, jusqu'au trou de Botal et de là dans l'oreillette gauche. Le sang passant par l'autre orifice pénètre dans l'oreillette droite et de là dans le ventricule droit, où il se mélange avec le sang de la veine cave supérieure (*VCS*). Celle-ci, dont l'embouchure cardiaque est séparée

de celle de la veine cave inférieure par le *tubercule de Lower*, apporte le sang veineux de la tête et des extrémités supérieures. Ce dernier s'ajoute au sang plus oxygéné de la veine cave inférieure dans l'oreillette droite, d'où il s'écoule dans le ventricule droit.

Le ventricule gauche reçoit, de l'oreillette correspondante, la plus grande part du sang de la veine cave inférieure, plus le sang des veines pulmonaires (*VP*).

La contraction du ventricule gauche lance dans l'aorte et, de là, dans les carotides et les sous-clavières la plus grande partie de son contenu. Le reste passe dans l'aorte descendante.

Quand le ventricule droit se contracte, le sang qu'il contient est lancé dans l'artère pulmonaire (*AP*). Une faible quantité passe dans les poumons ; le courant principal traverse le canal artériel (*CA*) et s'écoule dans l'aorte descendante, où il se mélange avec le sang lancé par le ventricule gauche.

Ce sang arrive dans les artères iliaques primitives et se divise en deux courants : l'un va aux membres inférieurs par les iliaques externes (*Iext*), et revient au cœur par la veine cave inférieure, l'autre pénètre dans les iliaques internes (*Iint*). De celles-ci, émanent les deux artères ombilicales (*AO*, *AO*) qui vont au placenta.

Le circuit est donc complet. L'examen de la figure 123 montre que, seul, le foie reçoit du sang pur de la veine ombilicale. Ce sang se distribue plus particulièrement au lobe gauche ; aussi le volume de

ce dernier l'emporte-t-il sur celui du droit, chez le fœtus. Le rapport inverse s'établira lorsque la veine porte sera devenue prépondérante.

Ce schéma permet encore de saisir les proportions relatives de sang artérialisé reçu par les diverses parties du corps. On voit que l'extrémité antérieure du fœtus (tète et membres supérieurs) reçoit le sang de la veine cave inférieure presque sans mélange. Aussi l'extrémité antérieure du corps se développe-t-elle plus rapidement que l'extrémité postérieure.

ÉTABLISSEMENT DE LA CIRCULATION DU NOUVEAU-NÉ.

Le premier cri du nouveau-né marque une révolution subite dans le mode circulatoire.

Le poumon se remplit d'air. Cet organe, qui était dense, compacte, devient une véritable éponge vasculaire. Sa brusque dilatation détermine un violent appel du sang : celui-ci se précipite dans les deux poumons par l'artère pulmonaire ; le canal artériel, ne recevant plus de sang s'oblitère par constriction de ses fibres circulaires et par coagulation du sang ; les veines pulmonaires ramènent le sang des poumons à l'oreillette gauche. L'augmentation de la pression du sang dans cette cavité détermine la fermeture des lèvres du trou de Botal, qui sont disposées pour s'ouvrir seulement dans l'oreillette gauche. Le sang de la veine cave inférieure s'épanche alors dans l'oreillette droite et de là dans le ventricule droit.

Le cœur est ainsi divisé en deux parties distinctes, l'une veineuse, la droite, l'autre artérielle, la gauche.

L'arrêt subit du sang dans le canal artériel fait diminuer la pression dans la branche descendante de l'aorte et, partant, dans les artères ombilicales. Aussi les pulsations de celles-ci diminuent-elles rapidement, jusqu'à cessation complète, tandis que la veine ombilicale se vide. Dès lors, le foie reçoit beaucoup moins de sang; la veine porte fournit seule à la circulation hépatique.

Le canal veineux d'Aranzi, ne servant plus au passage du sang, se transforme en cordon fibreux.

L'arrêt de l'apport du sang par la veine ombilicale diminue considérablement la pression dans la veine cave inférieure, nouvelle raison pour que le sang de cette dernière ne puisse passer dans l'oreillette gauche, où la pression a augmenté.

Une question de pratique obstétricale se pose ici : à quel moment doit-on lier et sectionner le cordon? Il est d'usage, à peu près général, de pratiquer la *section tardive du cordon*. On attend que le pouls des artères ombilicales ne soit plus perceptible. Les artères n'apportant plus de sang, la pression utérine, exercée sur le placenta, exprime, pour ainsi dire, le contenu de cet organe et le pousse dans la veine ombilicale où la circulation est encore aidée par l'aspiration thoracique du nouveau-né. En attendant ainsi, on permet une espèce de transfusion physiologique, du placenta au nouveau-né, pouvant égaler de 50 à 100 grammes de sang. Cette quantité n'est pas négligeable relativement à la masse du sang d'un nouveau-né.

V. ÉLÉMENTS DU SANG

Nous avons dit ailleurs ce qu'était le *mésenchyme* (voy. p. 63). C'est à ses dépens que se forment le tissu conjonctif et le sang. Cette formation est, au début, extra-embryonnaire, puis elle pénètre dans l'embryon.

A la fin du premier jour, chez le poulet, les amas cellulaires du mésenchyme se disposent en cordons cylindriques anastomosés en réseau, formant une figure à laquelle on donne le nom « d'*îlots de Wolff* ». Ce réseau de cordons est le premier rudiment des vaisseaux et du sang; le tissu conjonctif se formera dans ses mailles.

Les cordons sont d'abord pleins. Les cellules sécrètent un liquide, le plasma sanguin, qui refoule les cellules à la périphérie. Les cordons se canaliculisent ainsi et deviennent les vaisseaux. Sur leur paroi, on trouve des amas cellulaires faisant saillie dans la lumière du vaisseau. Ces amas cellulaires prennent une teinte jaunâtre qui devient de plus en plus intense; les cellules les constituant tombent bientôt dans la lumière du vaisseau, où elles forment les corpuscules du sang qui prolifèrent activement. Les parois vasculaires ont pris peu à peu un revêtement endothélial régulier, formé par les éléments périphériques des cordons primitivement pleins.

Tel est, succinctement résumé, le processus formatif du sang et des vaisseaux. Quant à l'origine blastodermique des globules rouges et aux trans-

formations cellulaires qui leur donnent naissance, nous ne saurions en aborder ici l'étude. Cela nous entraînerait dans des développements trop longs, étant donnés les nombreux points en litige.

VI. SYSTÈME LYMPHATIQUE

Les vaisseaux lymphatiques naissent par des lacunes répandues dans le tissu mésodermique et communiquant, d'une part, avec le système vasculaire, de l'autre, avec la cavité générale du corps.

Les troncs lymphatiques se montrent à une époque tardive et se forment probablement comme les vaisseaux sanguins. Les ganglions proviennent, pour certains auteurs, d'un plexus de canalicules, pour les autres, d'un système de lacunes qui s'entoure d'une capsule.

Budge a décrit, sur l'embryon de poulet, un appareil lymphatique composé de deux *cavités pariétales*, placées de chaque côté de l'embryon et unies entre elles par une anastomose transversale. En dedans du sinus veineux terminal, il a décrit aussi un sinus lymphatique qui communique avec les deux cavités pariétales. Cet appareil se met en relation avec la cavité pleuro-péritonéale de l'embryon au niveau de l'ombilic.

En somme, le développement du système lymphatique est encore mal connu.

CHAPITRE XII

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES GÉNITAUX INTERNES

I. CORPS DE WOLFF

Le *corps de Wolff* est un organe glandulaire pair, qui se rencontre chez tous les vertébrés et qui remplit les fonctions de rein d'une façon définitive ou transitoire. On l'appelle encore *rein primitif.*

Chez quelques vertébrés inférieurs, comme les batraciens, les corps de Wolff persistent toute la vie ; chez les vertébrés supérieurs, ils ne fonctionnent comme reins que pendant la vie embryonnaire.

Les reptiles et les oiseaux les conservent jusqu'à la naissance.

Chez les mammifères, leur disparition est d'autant plus précoce que l'animal est plus élevé dans la série.

Aussi, chez l'homme, les *reins primitifs* évoluent-ils rapidement. Ils apparaissent vers la fin de la 2e semaine et sont à leur complet développement du 20e au 28e jour. Dès le 35e jour, ils présentent une légère atrophie ; ils sont très réduits au 40e et ont complètement disparu au 50e jour (Coste).

Ces organes ont été observés, pour la première

fois, sur les oiseaux, par Wolff (1759). Il les prit pour les reins définitifs. En 1806, Oken montra l'indépendance des reins définitifs et désigna, sous le nom de *faux reins*, les organes vus par Wolff.

Rathke (1825), le premier, a compris leur rôle. Il établit que ce sont les *reins primitifs* de l'embryon et leur donne le nom de *corps de Wolff*.

En 1829, Müller décrit un canal, le *canal de Müller* dont l'histoire se rattache à celle du corps de Wolff.

Conformation extérieure (1). — Les corps de Wolff se présentent sous la *forme* de deux corps allongés, rectilignes, placés de chaque côté de la colonne vertébrale, depuis le cloaque jusqu'au-dessous du cœur. Ils sont comparables à deux traînées longitudinales de substance granuleuse. Lorsqu'ils commencent à décroître, chez l'homme, ils prennent la forme d'un haricot.

Leur *surface* est sillonnée de stries transversales qui, régulièrement espacées, donnent à l'organe un aspect penniforme. Un peu plus tard, la surface présente d'irrégulières circonvolutions.

D'abord d'une *couleur* rouge très prononcée, ces organes deviennent ensuite pâles.

Après un examen plus attentif, il est possible de distinguer trois parties dans chaque corps de Wolff (fig. 128) :

1° Une bandelette externe, longitudinale, blanchâtre, contenant dans son épaisseur deux corps

(1) Viault. Le corps de Wolff. *Th. d'agr. Paris*, 1880.

tubulaires; l'un, le plus interne, est le *canal de Wolff* (*W*), canal excréteur de la glande; l'autre est le *canal de Müller* (*M*).

2° Une bandelette interne, blanchâtre, renflée en son milieu, n'occupant que la partie moyenne de l'organe, c'est l'éminence sexuelle ou *glande génitale* (*G*).

3° Entre ces deux bandelettes, la masse principale de l'organe, le *corps de Wolff* proprement dit (*CW*.

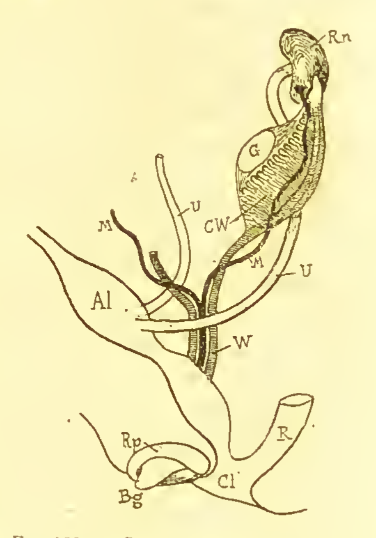


Fig. 128. — Schéma de l'appareil uro-génital d'un mammifère aux premiers stades de développement (d'après Allen Thomson, dans O. Hertwig).

Al, vésicule allantoïde; — *R*, rectum; — *Cl*, cloaque; — *Bg*, bourgeon génital; — *Rp*, repli génital; — *Rn*, rein; — *CW*, corps de Wolff; — *G*, glande génitale; — *W*, canal de Wolff; — *M*,*M*, canaux de Müller; — *U*,*U*, uretères.

Rapports. — Avant la formation du diaphragme, le corps de Wolff est en rapport avec la face postérieure du cœur et la loge péricardique, avec les bourgeons pulmonaires, l'estomac et l'intestin.

Quand le diaphragme l'aura repoussé dans l'abdomen, il sera en rapport, en dedans avec les glandes génitales, en arrière avec les reins (*Rn*) et les capsules surrénales.

Moyens de fixité. — Le péritoine recouvre le corps de Wolff, qui fait saillie dans la cavité pleuro-péritonéale, et lui forme un *mésonéphron*.

De l'extrémité supérieure de l'organe, part un repli du péritoine allant s'attacher au diaphragme et nommé *ligament diaphragmatique* du corps de Wolff.

A l'extrémité inférieure, on rencontre aussi un ligament semblable qui se dirige vers la région inguinale, c'est le *ligament inguinal*, futur *gubernaculum testis* ou futur *ligament rond*, suivant le sexe (*Gb*, fig. 136, page 313).

Les glandes sexuelles, en se développant, se sépareront du corps de Wolff, auquel elles resteront rattachées par un petit repli péritonéal, *mésorchium* ou *mésovarium*.

Vaisseaux. — Les artères viennent des deux aortes primitives ou vertébrales postérieures, puis de l'aorte impaire. Ces rameaux artériels, au nombre de six à sept, pénètrent dans l'organe par son bord interne et s'y résolvent en bouquets d'artérioles. Les veines passent d'abord dans les veines cardinales postérieures, puis dans la veine cave inférieure.

Structure. — La structure du *corps de Wolff* proprement dit rappelle celle du rein. L'élément anatomique essentiel est représenté par les *canalicules du corps de Wolff*, analogues aux tubes urinifères. Les canalicules wolffiens (*ew*, fig. 134, page 306) commencent par une portion ampullaire qui contient un *glomérule vasculaire;* les glomérules sont échelonnés sur le bord interne de l'organe. A cette portion ampullaire succède le tube qui se

divise en deux parties : l'une, la plus rapprochée du glomérule, large et contournée, l'autre étroite et rectiligne venant s'ouvrir dans le canal de Wolff (*CW*, fig. 134). Dans la portion large du tube, on trouve un épithélium aplati à granulations foncées; dans les parties étroites, un épithélium cylindrique à granulations plus rares et plus claires. Cet épithélium se couvrira de cils vibratiles dans la portion du corps de Wolff qui formera l'épididyme.

Le *canal de Wolff* a un épithélium pavimenteux.

Le *canal de Müller* est un tube épithélial, formé d'abord par un épithélium cylindrique. Au commencement du 3e mois, l'épithélium est devenu stratifié, mais il est impossible de le rapporter soit au type cylindrique soit au type pavimenteux.

Le corps de Wolff nous étant connu, étudions la provenance de chacun des éléments qui le constituent.

1° **Origine du canal de Wolff.** — Ce canal se montre avant le corps de Wolff. Pour comprendre la signification de cette priorité, il est nécessaire d'examiner, à un point de vue général, l'appareil excréteur de l'urine dans la série des vertébrés.

Cet appareil est représenté par trois organes qui se succèdent (fig. 129) :

1° Le *pronéphros* ou *rein précurseur* ou *rein céphalique;*

2° Le *mésonéphros* ou *corps de Wolff;*

3° Le *métanéphros* ou *rein définitif.*

Le pronéphros (*Pro*) a une structure glomérulaire; il est placé sous la tête, à l'extrémité antérieure de son canal excréteur qui est le canal de

Wolff lui-même. Trouvé par Janosik chez le poulet et d'autres oiseaux, le pronéphros est rudimentaire ou absent chez les mammifères supérieurs. Mais, dans ce dernier cas, son canal excréteur existe et devient d'emblée le canal excréteur du mésonéphros.

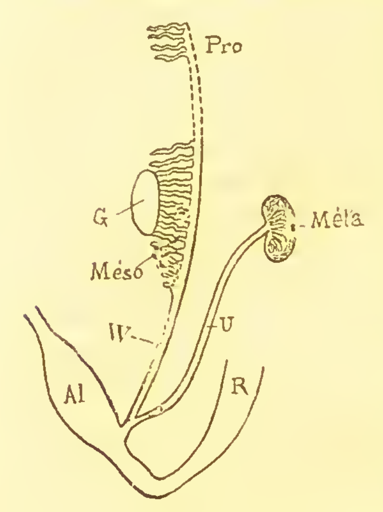


FIG. 120. — SCHÉMA MONTRANT LES TROIS APPAREILS EXCRÉTEURS DE L'URINE CHEZ LES VERTÉBRÉS.

Al, vésicule allantoïde ; — *R*, rectum ; — *Pro*, pronéphros ; — *Méso*, mésonéphros ; — *Méta*, métanéphros ; — *G*, glande génitale ; — *W*, canal de Wolff ; — *U*, uretère.

Le canal de Wolff commence à se former au niveau des premières prévertèbres cervicales, puis il se développe d'avant en arrière ; s'il prend son origine dans la région cervicale, c'est parce qu'il représente le canal excréteur du pronéphros, alors même que celui-ci n'existe pas.

Quelle est son origine blastodermique?

Pour His et Hensen, il serait le résultat d'une invagination de l'ectoderme se produisant, en dehors de la protovertèbre, dans la masse mésodermique qui confine à l'extrémité interne de la cavité pleuro-péritonéale et que Waldeyer désigne sous le nom de *germe uro-génital*.

Remak, Kölliker, et, plus récemment, Mihalkovics font naitre le canal de Wolff du mésoderme, sous la forme d'un cordon cellulaire plein qui se creuse ensuite d'une cavité.

En s'appuyant sur l'embryologie comparée, Ro-

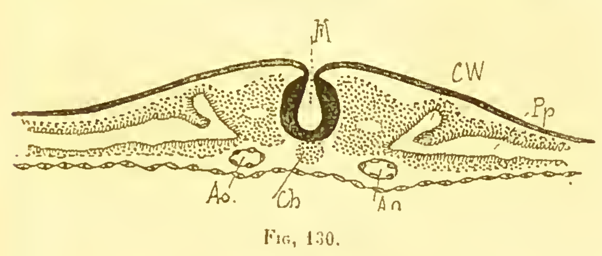


Fig. 130.

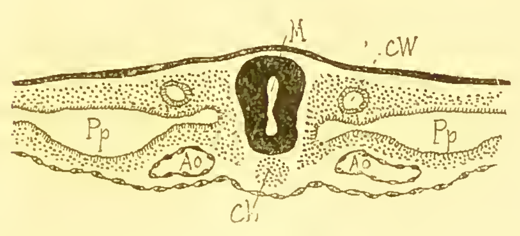


Fig. 131.

Deux schémas montrant la formation du canal de Wolff (d'après des coupes transversales faites sur l'embryon de poulet).

Fig. 130. — *M*, moelle épinière ; — *Ch*, corde dorsale ; — *Ao*, *Ao*, aortes ; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale ; — *C W*, diverticule de cette cavité destiné à former le canal de Wolff.

Fig. 131. — Mêmes lettres que ci-dessus. Le diverticule péritonéal s'est transformé en un tube *C W* qui est le canal de Wolff.

miti, Kowalevsky ont avancé la théorie, que l'on tend à accepter généralement, d'après laquelle le canal de Wolff provient d'une invagination de l'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale (fig. 130

et 131). Comme Mathias Duval l'a si nettement montré pour l'embryon de batracien (1), cet épithélium se déprime en un cul-de-sac (*CW*) dont la lumière, d'abord effacée, se montre d'avant en arrière, à mesure que la partie postérieure du canal se développe. Celui-ci s'ouvre dans le pédicule de la vésicule allantoïde.

Quand le cul-de-sac épithélial s'est séparé de la surface péritonéale, qu'il s'est enfoncé dans le mésoderme (*CW*, fig. 131), on comprend que son origine devienne obscure. C'est ce qui explique la diversité des opinions émises. On peut suivre sur les figures demi-schématiques 130 à 134, dessinées d'après nos préparations sur le poulet et avec l'aide des figures de l'atlas de Mathias Duval, les différents stades de la formation du canal et du corps de Wolff.

2° **Origine des canalicules du corps de Wolff.** — On a d'abord pensé que les canalicules du corps de Wolff étaient des diverticules sinueux émis par le canal de Wolff, sur son bord interne, et allant à la rencontre d'une artériole, pour former le glomérule.

La formation de ces canalicules a été ramenée au processus qui a présidé au développement du canal de Wolff. Ils ont pour origine une invagination de l'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale (*Cs*, fig. 132). Au fond de la cavité (*Pp*), se forme une dépression (*Cs*) qui s'enfonce dans la masse protovertébrale. Pour chaque protovertèbre, une invagination

(1) Mathias Duval. Sur le développement de l'appareil génito-urinaire de la grenouille : le rein précurseur (*Revue des sc. natur. de E. Dubrueil*, 1882).

se produit, ce qui permet d'assimiler ces formations aux *canaux segmentaires* des annélides. Kölliker, cependant, ne croit pas à cette homologie, car, pour

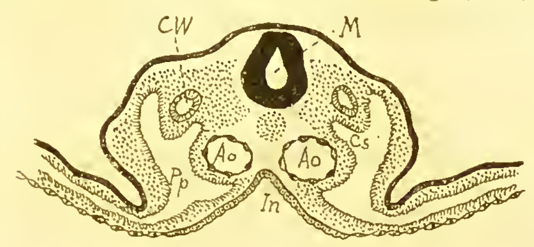


Fig. 132.

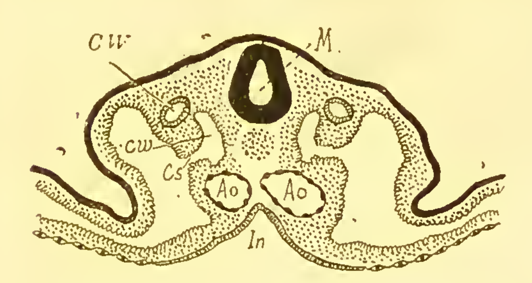


Fig. 133.

Schémas pour la formation des canalicules du corps de Wolff (d'après des coupes transversales faites sur l'embryon de poulet).

Fig. 132. — *M*, moelle épinière ; — *Ao*, *Ao*, aortes ; — *In*, gouttière intestinale ; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale ; — *Cs*, diverticule de cette cavité formant un canal segmentaire ; — *CW*, canal de Wolff.

Fig. 133. — *Cs*, orifice du canal segmentaire dans la cavité péritonéale ou néphrostome ; — *cw*, canalicule du corps de Wolff se dirigeant vers le canal de Wolff *CW* et vers l'aorte *Ao*.

lui, les invaginations ne sont pas absolument métamériques.

L'invagination représente un tube qui s'abouche

dans le canal de Wolff. Chacun de ces tubes segmentaires (*Cs*) fournit, dans sa partie moyenne, un diverticule canaliculé qui se dirige vers la ligne médiane; mais, il est bientôt arrêté par un bourgeon vasculaire,

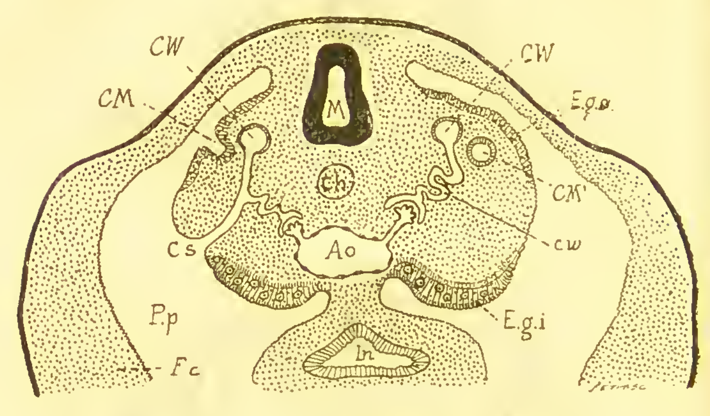


FIG. 134. — SCHÉMA POUR LA FORMATION DES CANALICULES DU CORPS DE WOLFF (suite).

M, moelle épinière; — *Ch*, corde dorsale; — *Ao*, aorte impaire; — *In*, tube intestinal entouré par la lame fibro-intestinale; — *Fc*, lame fibro-cutanée; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale; — *CW*, canal de Wolff; — *Egi*, épithélium germinatif interne; — *Ege*, épithélium germinatif externe; — *Cs*, néphrostome; le canal segmentaire représente une étoile à trois branches; — *cw*, canalicule du corps de Wolff après l'oblitération et la disparition du néphrostome; — *CM*, invagination de l'épithélium germinatif externe pour former le canal de Müller; — *CM'*, canal de Müller formé.

d'où un glomérule. A ce moment, suivant la comparaison de Mathias Duval, chaque tube segmentaire représente une étoile à trois branches, dont l'une s'ouvre dans la cavité pleuro-péritonéale, sous le nom de *néphrostome* (*Cs*, fig. 134), l'autre dans le

canal de Wolff (CW) et dont la troisième est en rapport avec le glomérule artériel venu de l'aorte (Ao).

Chez les vertébrés supérieurs, la branche s'ouvrant dans la cavité péritonéale (Cs) s'oblitère et disparait, comme dans le côté droit de la figure 134. Elle persiste toute la vie chez certains vertébrés inférieurs. Quand elle a disparu, le tube segmentaire est constitué par un seul canalicule (cw) allant d'un glomérule au canal de Wolff. La série de ces canalicules, se branchant sur le canal de Wolff à des distances régulières, forme l'ensemble du corps de Wolff.

3° **Origine du canal de Müller.** — La formation du corps de Wolff se traduit dans la cavité pleuro-péritonéale par une saillie désignée sous le nom de *germe uro-génital* ou de *masse cellulaire intermédiaire*, saillie recouverte par l'épithélium pleuro-péritonéal. Celui-ci présente, à ce niveau, deux épaississements, l'un interne (Egi) qui correspond à la glande génitale et bien connu sous le nom d'*épithélium germinatif de Waldeyer*, l'autre externe (Ege) désigné sous le nom d'*épithélium germinatif externe.*

Le canal de Müller se forme par une invagination de ce dernier épithélium (CM, côté gauche de la figure 134). La dépression épithéliale s'isole de son point d'origine et se transforme en canal (CM', côté droit de la même figure). Ce canal se développe d'avant en arrière et s'ouvre dans le pédicule de l'allantoïde, près du canal de Wolff. Son extrémité supérieure, ouverte dans la cavité pleuro-périto-

néale, ne se ferme jamais : c'est le futur pavillon de la trompe.

Ainsi, à ce stade initial, le canal de Wolff et le canal de Müller existent en même temps. Or, le premier est le futur canal excréteur de la glande génitale mâle, tandis que le second formera le conduit utéro-vaginal pour la glande femelle. On peut donc dire qu'à ce moment il y a un véritable *hermaphrodisme* pour les canaux excréteurs des glandes génitales.

II. ÉVOLUTION DE LA GLANDE GÉNITALE

Ovaire et Testicule.

La glande génitale est située à la face interne du corps de Wolff; sur une coupe transversale d'embryon, passant par la région dorso-lombaire, la glande génitale se trouve à la face interne de la saillie faite par l'appareil Wolffien dans la cavité péritonéale (*Egi* fig. 134).

Dans cette région, l'épithélium, connu sous le nom d'*épithélium germinatif interne* de Waldeyer, s'est épaissi et présente plusieurs assises de cellules cylindriques. Parmi celles-ci, se voient des cellules plus volumineuses, sphériques, à noyau réfringent : ce sont les *ovules primordiaux* ou *ovoblastes* (*O*, fig. 135). A ce moment, rien ne permet de dire si la glande sera un testicule ou un ovaire. Il y a indifférence sexuelle.

L'épithélium est le siège d'une active proliféra-

tion cellulaire; les éléments épithéliaux s'enfoncent dans le tissu mésodermique sous la forme de tubes, nommés *tubes de Valentin Pflüger* (*T* et *Tf*). Ceux-ci

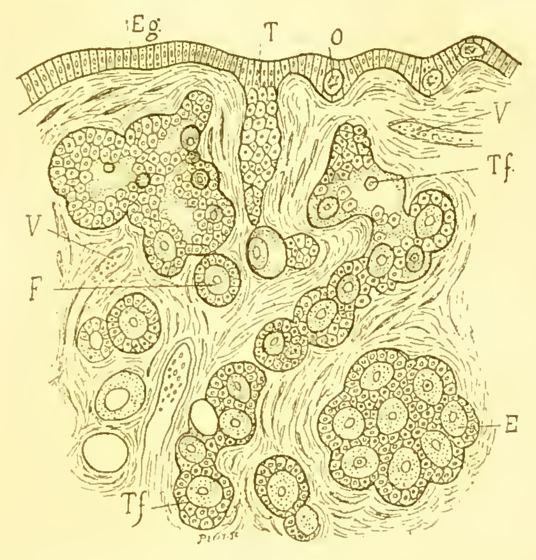


FIG. 135. — COUPE DE L'OVAIRE D'UN NOUVEAU-NÉ (d'après Waldeyer).

Eg, épithélium germinatif; — *O*, ovule primitif dans l'épithélium; — *T*, tube ovarique à son début; — *Tf*, *Tf*, tubes ovariques renfermant des follicules en voie de formation; — *E*, groupe d'ovules sur le point de se séparer en follicules; — *F*, follicule isolé; — *V*, *V*, vaisseaux sanguins au milieu du stroma conjonctif.

s'individualisent en perdant leurs connexions avec la surface de l'épithélium germinatif. Les tubes sont séparés les uns des autres par des traînées de substance conjonctive : dans l'intérieur se rencontrent des ovoblastes entourés de cellules épithéliales non

différenciées. La glande est encore à un état indifférent.

Ovaire. — Si la glande est destinée à devenir un ovaire, les tubes de Pflüger s'étranglent, de distance en distance, et prennent l'aspect d'un chapelet. Dans chaque grain, se trouve un ovule primordial entouré d'une zone de cellules (*F*). Bientôt le chapelet s'égrène ; chaque grain est une vésicule de de Graaf ; l'ovoblaste devient l'ovule ; les cellules enveloppantes forment les cellules de la *granulosa*. Ainsi se forme la couche ovigène de l'ovaire. Un certain nombre de tubes de Pflüger s'égrènent encore jusqu'à l'âge de deux ou trois ans. On en trouve quelquefois d'entiers, même à l'âge adulte.

C'est à la puberté seulement, que du liquide paraît dans le follicule de de Graaf.

Les tubes de Pflüger peuvent subir une évolution imparfaite : ils n'aboutissent qu'à la production de cavités tubulaires, revêtues d'un épithélium caliciforme, cylindrique, simple ou vibratile ; ces cavités tubulaires tendent à s'accroître de plus en plus par les produits sécrétés à leur intérieur ; une d'elles, plus développée, peut devenir l'origine d'une grande cavité kystique dans laquelle viendraient s'aboucher d'autres tubes. Telle est la pathogénie classique des *kystes de l'ovaire*, formulée par Malassez et de Sinety (1879).

Testicule. — Si la glande doit évoluer vers le type mâle, les tubes de Pflüger ne s'étranglent pas. Les petites cellules sont appliquées contre la paroi du tube ; les ovules primordiaux occupent le

centre. Ceux-ci s'atrophient bientôt et disparaissent. Parmi les cellules restantes, quelques-unes se distinguent par leur accroissement et par une prolifération de leur noyau. Ces éléments sont les *ovules mâles*. Les ovules mâles sont donc des ovules secondaires qui se différencient au milieu des éléments de la *granulosa*, alors que les ovules primordiaux s'atrophient (Mathias Duval). Les tubes de Pflüger deviennent les *canalicules séminifères*. Les ovules mâles se transformeront en *spermatoblastes* d'où sortiront les spermatozoïdes.

Telle est la manière de voir de Bornhaupt, Egli, Semper, Mathias Duval, etc.

Waldeyer fait provenir les tubes séminifères des canalicules du corps de Wolff. La description que nous avons donnée s'accorde mieux avec la généralité des faits observés.

Le parenchyme glandulaire ainsi formé, l'organe se complète par l'apparition, entre le tissu testiculaire et l'épithélium germinatif qui s'atrophie peu à peu, d'une couche de tissu fibreux constituant l'*albuginée*.

La *spermatogénèse* trouverait ici sa place naturelle. Ce sujet a été l'objet d'un grand nombre de travaux. Nous n'en aborderons pas l'étude, car nous serions obligé d'entrer dans de trop longs développements. Il s'agit d'une élaboration cellulaire spéciale dont le processus présente de très grandes variétes de détail, suivant les espèces animales.

III. DESTINÉE DU CORPS DE WOLFF (1)

1° APPAREIL EXCRÉTEUR MALE.

La partie essentielle du testicule, c'est-à-dire les canalicules seminifères et leur épithélium, provient donc de l'épithélium germinatif. Les canalicules mesurent à peu près 80 centimètres de longueur; ils se groupent par trois ou quatre pour former les lobules du testicule, au nombre de 275 environ. Ces lobules piriformes sont séparés les uns des autres par des cloisons qui convergent vers le corps d'Highmore. C'est aussi vers ce corps d'Highmore que convergent les canalicules seminifères. Ils se fusionnent, vers leur terminaison, en un certain nombre de troncs plus droits, *ductuli recti*, qui viennent former, dans le corps d'Highmore, le *rete testis*. A partir des canaux droits, l'épithélium est cylindrique; l'appareil d'excrétion du testicule commence par eux, se poursuit par le *rete testis*, puis par les *cônes efférents*, dont l'épithélium se couvre de cils vibratiles comme celui de l'épididyme et des canaux déférents.

Or, les *canaux droits*, le *rete testis*, les *canaux efférents*, la *tête de l'épididyme* proviennent de la *partie supérieure du corps de Wolff* (S, fig. 136). Le *canal de Wolff* persiste presque en entier et forme le reste de l'appareil excréteur : *corps* et *queue de l'épididyme*, *canal déférent*, *vésicules séminales* qui ne sont que des diverticules du canal déférent, *canaux éjaculateurs*.

(1) Tourneux. Des restes du corps de Wolff chez l'adulte (*Bullet. sc. du Nord*, 1882).

Restes du corps de Wolff. — Jusqu'alors, la partie supérieure du corps de Wolff a, seule, été utilisée. La partie inférieure s'atrophie et laisse, comme vestiges, l'*organe de Giraldès* et le *vas aberrans* de Haller.

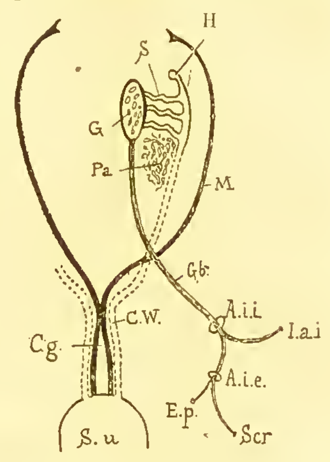


Fig. 136. — Schéma des organes génitaux internes, vus de face.

Su, sinus uro-génital; — *S*, partie supérieure du corps de Wolff; — *Pa*, corps innominé de Giraldès ou paroophore, suivant le sexe; — *G*, glande génitale; — *CW*, canal de Wolff; — *H*, son extrémité supérieure (hydatide); — *M*, canal de Müller; — *Cg*, cordon génital; — *Gb*, gubernaculum de Hunter; — *Aii*, anneau inguinal interne; — *Aie*, anneau inguinal externe; — *Iai*, faisceau du gubernaculum allant à l'épine iliaque antéro-inférieure; — *Ep*, faisceau allant à l'épine du pubis; — *Scr*, faisceau allant dans les bourses ou dans les grandes lèvres.

Organe de Giraldès. — Encore appelé *paradidyme* ou *corps innominé de Giraldès* (*Pa*, fig. 136), ce corps a été décrit, en 1858, par l'anatomiste français dont il porte le nom. C'est un organe rudimentaire de forme tubuleuse, placé dans le cordon spermatique, près de la tête de l'épididyme, dans le tissu cellulaire qui unit la tunique vaginale au cordon. Il se présente sous des apparences variées : tantôt ce sont des masses blanchâtres, comme granuleuses; tantôt des points miliaires, au nombre de trois ou quatre; quelquefois de simples traînées linéaires.

Avec un faible grossissement et après macération dans l'eau acidulée, on observe que cet organe est constitué par des tubes enroulés, au milieu desquels on rencontre de petites vésicules. Les tubes, de $0^{mm},1$ de diamètre, ont une paroi de tissu-conjonctif tapissée à l'intérieur de cellules épithéliales. Dans les tubes et les vésicules, est un liquide légèrement visqueux tenant en suspension des granulations. Tubes et vésicules peuvent être l'origine d'une variété de kystes du testicule.

VAS ABERRANS.— Le *vas aberrans* (*appendice de Lauth, conduit déférent borgne d'A. Cooper*) est un diverticule se trouvant vers la queue de l'épididyme, au point d'origine du canal déférent. Sa longueur varie de 1 à 5 centimètres.

Reste du canal de Wolff. — L'extrémité supérieure du canal de Wolff persiste, en formant l'HYDATIDE PÉDICULÉE DE MORGAGNI (*H* fig. 136), petit corps, du volume d'une lentille, appendu, par un mince pédicule, à la tête de l'épididyme. C'est une vésicule tapissée d'épithélium à cils vibratiles.

Restes du canal de Müller. — Chez l'homme, ce canal disparait et ne laisse comme vestiges que deux organes de petites dimensions, qui se forment, l'un aux dépens de son extrémité supérieure, l'*hydatide non pédiculée*, l'autre aux dépens de son extrémité inférieure, l'*utricule prostatique*.

L'HYDATIDE NON PÉDICULÉE est une vésicule, tantôt renflée en massue, tantôt aplatie, simple ou bilobée, siégeant à l'extrémité antérieure du testicule, au voisinage de la tête de l'épididyme. Sa cavité, ordi-

nairement close et tapissée d'épithélium à cils vibratiles, peut communiquer avec le canal de l'épididyme. Chez le lapin, l'hydatide non pédiculée présente une ouverture multilobée, ce qui permet de l'assimiler au pavillon de la trompe (Waldeyer).

L'UTRICULE PROSTATIQUE résulte de la fusion des extrémités inférieures des deux canaux de Müller. Il est homologue à l'utérus, comme cela ressortira de l'étude embryogénique du conduit utéro-vaginal.

Tous ces restes de l'appareil Wolffien, comme le corps de Giraldès, le *vas aberrans*, les hydatides, sont l'origine d'autant de variétés de kystes testiculaires.

La glande mâle est maintenant complète. Nous l'avons étudiée à sa place initiale, à la face interne du corps de Wolff. Comment gagnera-t-elle sa place définitive?

Descente du testicule.

Du 1er au 3e mois, les rapports définitifs du testicule avec l'épididyme se sont établis. Au 3e mois, le testicule est encore, de chaque côté de la colonne vertébrale, au-dessous du rein, au devant du psoas. Verticalement placé, il présente un bord postérieur, un bord antérieur et deux faces latérales.

La tunique albuginée s'est formée au-dessous de l'épithélium germinatif qui s'est atrophié et a fini par disparaître. La glande est donc recouverte par le péritoine général qui lui forme un *mésotestis*.

De l'extrémité inférieure de la glande, part le *gubernaculum testis* de Hunter qui se substitue au *ligament inguinal* du corps de Wolff (*Gb*, fig. 136).

La portion abdominale du *gubernaculum* est comprise dans un pli du péritoine. Au-dessous de la séreuse, on trouve une couche de fibres musculaires striées et, au centre, un faisceau celluleux et vasculaire avec des fibres musculaires lisses. Cet appareil ligamenteux se dirige vers la région inguinale et pénètre dans le canal inguinal (*Aii*), où il se divise en trois faisceaux : l'un externe (*Iai*) qui s'attache à l'arcade crurale, dans le voisinage de l'épine iliaque antérieure et inférieure ; l'autre interne, qui sort par l'orifice externe du canal inguinal (*Aie*), pour s'insérer à l'épine du pubis et à la gaîne du muscle droit (*Ep*). Le troisième (*Scr*), constitué par le faisceau central cellulo-vasculaire, traverse le canal inguinal et s'attache au fond des bourses.

A partir du 3e mois, le testicule descend. Au 5e mois, il est au-dessus de l'orifice interne du canal inguinal ; du 6e au 7e, il est dans le canal. Du 7e au 8e, il arrive à l'orifice externe. Enfin, vers le 9e mois, il est dans les bourses (Sappey).

Pour expliquer ce phénomène de descente, il faut faire intervenir, avec Cleland : 1° un accroissement plus rapide pour les parties situées au-dessus du testicule que pour celles qui sont au-dessous ; 2° l'état stationnaire du gubernaculum qui ne s'allonge pas et qui, en outre, se contracte par ses fibres musculaires.

Voilà les causes de la descente. Le testicule trouve le canal inguinal préformé, ouvert devant lui; il n'a donc pas à refouler les parois abdominales, comme le croyait Carus, ni à se coiffer de leurs différentes couches pour en former ses enveloppes.

Une question beaucoup plus délicate est celle des rapports du testicule avec le péritoine, pendant cette descente, question à laquelle se rattache la *formation de la vaginale*.

Sur ce sujet, les auteurs classiques ne sont pas arrivés à des résultats satisfaisants. Voyons d'abord Sappey : « En descendant, dit-il, la glande et le gubernaculum *entraînent le péritoine* ainsi que les vaisseaux compris dans l'épaisseur du méso-testis; et, comme le gubernaculum précède la glande, le péritoine occupe déjà l'entrée du canal lorsque celle-ci s'y présente. »

Cet entraînement du péritoine par le testicule ne répond pas aux données de l'embryologie. En effet, Kölliker, O. Hertwig ont établi que la vaginale est une invagination du péritoine, qui se produit dès le commencement du 3e mois, avant l'arrivée du testicule. La gaine vaginale s'étend jusque dans le scrotum avec le gubernaculum, de telle sorte que celui-ci est saillant dans la cavité vaginale, mais n'y est pas contenu.

Jusque-là pas de difficulté. Mais voici où l'obscurité commence. D'après Kölliker, dès que les parties ont atteint ce point de développement, le testicule descend avec son revêtement péritonéal jusqu'à

l'entrée de la gaîne vaginale, pour pénétrer, tôt ou tard, le plus souvent le septième mois, dans ce conduit. Il avance peu à peu à l'intérieur du conduit. Comme le testicule apporte avec lui, dans les bourses, son revêtement péritonéal propre, la gaîne vaginale forme la lamelle pariétale de la tunique vaginale tandis que le revêtement péritonéal primitif du testicule représente la lamelle viscérale (1).

Il ressort de ce passage un premier point : c'est que le testicule n'entraîne pas le péritoine pour former la vaginale. Celle-ci est préformée, elle existe dans les cas où le testicule s'arrête dans le canal inguinal, par exemple.

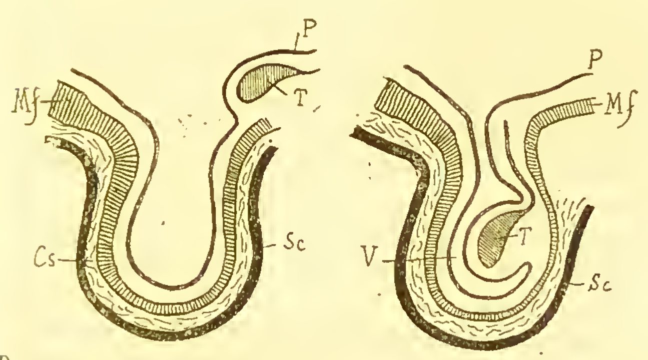
Mais Kölliker et les auteurs en général emploient une expression vicieuse, quand ils disent que le testicule entre dans la tunique vaginale au niveau de l'orifice interne du canal inguinal.

Le gubernaculum testis est en dehors de la vaginale, il ne peut donc pas attirer le testicule dans la cavité séreuse, il ne peut que lui faire suivre le chemin qu'il occupait lui-même. Le testicule glisse donc derrière le péritoine (*P*). Il a toujours un méso-testis. Mais, à mesure que le testicule descend, ce méso-testis se produit aux dépens des portions du péritoine avec lesquelles l'organe se met successivement en contact. Quand la glande arrive à l'orifice interne du canal inguinal, la vaginale forme le méso-testis. Dans le scrotum, ce repli fournira le feuillet viscéral, tandis que le reste de la vagi-

(1) Kölliker. *Embryologie*, page 105.

nale formera le feuillet pariétal de la séreuse (*V*, fig. 137 et 138).

La séreuse testiculaire n'est qu'un diverticule de la grande cavité péritonéale, avec laquelle elle communique par une portion rétrécie, le *canal vagino-péritonéal*. Le canal peut être oblitéré à la naissance ;



Deux schémas montrant la formation de la tunique vaginale du testicule (d'après O. Hertwig).

Fig. 137. — Le testicule est à l'orifice interne du canal vaginal.

T, testicule ; — *P*, péritoine ; — *Mf*, tunique musculaire et fibreuse ; — *Cs*, couche celluleuse ; — *Sc*, scrotum.

Fig. 138. — Le testicule est dans les bourses.

V, cavité vaginale communiquant encore avec la cavité péritonéale.

en général, l'oblitération se produit dans le courant du premier mois. Le processus adhésif peut être gêné par l'existence d'une *hydrocèle congénitale* ou d'une *hernie inguinale congénitale*. Dans le premier cas, on peut faire refluer le liquide dans la cavité péritonéale ; dans le second, l'intestin est en contact avec le testicule recouvert de son feuillet viscéral.

On donne encore le nom de hernie congénitale à une variété de hernie qui se produit chez l'adulte, sous l'influence d'un effort violent ; le canal vagino-péritonéal s'ouvre de nouveau, remet la cavité vaginale en communication avec la cavité péritonéale et l'intestin hernié vient se mettre au contact du testicule, comme chez l'embryon.

La soudure des parois du canal vagino-péritonéal peut être irrégulière; entre des points adhérents subsistent des portions de cavité qui donnent naissance à des *kystes du cordon.*

Pendant la descente du testicule, les deux faisceaux externes du gubernaculum, d'abord ascendants, deviennent descendants et entrent dans la constitution des bourses où ils forment le *crémaster.*

Jusqu'ici, nous n'avons admis que trois faisceaux d'insertion pour le *gubernaculum;* il est probable qu'il y en a davantage et, avec Lockwood (1), nous serions disposé à admettre un faisceau crural et un faisceau périnéal. Ces faisceaux, à un moment donné, deviendraient prépondérants et leur action provoquerait l'*ectopie crurale* ou *périnéale,* suivant qu'il s'agirait de l'un ou de l'autre. Le testicule, sorti du canal inguinal, glisse, sous la peau, vers la région crurale ou vers le périnée, jusqu'au devant de l'anus. Cette hypothèse paraît plus admissible que celle qui consiste à admettre une insertion vicieuse du gubernaculum.

(1) *Journal of Anat.* 1889.

Nous avons suivi le testicule dans sa descente. Il peut s'arrêter dans les différents points de son trajet, d'où diverses variétés d'*ectopie*. Quand aucun testicule ne descend dans les bourses, il y a *cryptorchidie* et le sujet est, le plus souvent, infécond.

2° APPAREIL EXCRÉTEUR FEMELLE.

Cet appareil, représenté, chez l'adulte, par les trompes, l'utérus, le vagin et la membrane hymen, se forme aux dépens des deux canaux de Müller qui persistent dans toute leur étendue.

Par leur extrémité inférieure, les deux canaux de Müller s'accolent avec les canaux de Wolff et l'ensemble des quatre tubes constitue le *cordon génital* de Thiersch (*CG*, fig. 139) dont l'extrémité inférieure s'ouvre, en arrière des uretères, dans le pédicule de l'allantoïde (*Al*, fig. 128, p. 299). Le cloaque (*Cl*) s'est déjà divisé en deux conduits, l'un postérieur, *ano-rectal*, l'autre antérieur, *sinus uro-génital*, auquel le cordon génital aboutit (fig. 139, *Su*).

1° **Trompes de Falloppe** (fig. 139). — Celles-ci se forment aux dépens de la partie supérieure des canaux de Müller (*M*). Le gubernaculum de Hunter (*Gb*) croise le canal de Müller ; le point de croisement établit une division du canal en deux parties : l'une supérieure formant les trompes, l'autre inférieure qui donnera naissance au *conduit utéro-vaginal.*

Les trompes, d'abord verticales, se déplacent avec les ovaires. Le pavillon, lisse au début, devient ensuite

frangé. Les trompes, pendant la vie embryonnaire, sont relativement plus développées que l'utérus. Vers la fin de la gestation, elles présentent des flexuosités très accentuées.

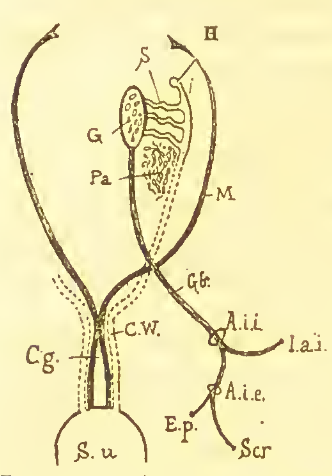


Fig. 139. — Schéma des organes génitaux internes, vus de face.

Su. sinus uro-génital ; — *S*, partie supérieure du corps de Wolff ; — *Pa*, corps innominé de Giraldés ou paroophore, suivant le sexe ; — *G*, glande génitale : — *CW*, canal de Wolff ; — *H*, son extrémité supérieure (hydatide) ; — *M*, canal de Müller ; — *Cg*. cordon génital ; — *Gb*, gubernaculum de Hunter ; — *Aii*, anneau inguinal interne ; — *Aie*, anneau inguinal externe ; — *Iai*, faisceau du gubernaculum allant à l'épine iliaque antéro-inférieure ; — *Ep*, faisceau allant à l'épine du pubis ; — *Scr*, faisceau allant dans les bourses ou dans les grandes lèvres.

Hydatide. — Sur une des franges du pavillon, plus souvent sur la face antérieure des ligaments larges, se trouve une vésicule close, tapissée à l'intérieur d'un épithélium à cils vibratiles et contenant un liquide lactescent. Cette hydatide proviendrait de l'extrémité supérieure du canal de Müller.

Quelques-uns la considèrent comme un produit pathologique.

2° **Conduit utéro-vaginal** (1). — L'utérus et le vagin se forment aux dépens de la portion des canaux de

(1) Tourneux et Legay. Développement de l'utérus et du vagin, envisagé principalement chez le fœtus humain. *Journ., de l'anat.*, 1884.

Müller comprise dans le cordon génital. Certains auteurs, à la suite de Rathke, ont cru que le sinus uro-génital participait à la constitution du segment inférieur du canal vagino-utérin ; cette opinion est généralement abandonnée.

Les canaux de Müller, simples tubes épithéliaux, se soudent entre eux, d'abord dans le milieu du cordon génital (fig. 139) et restent doubles aux deux extrémités du cordon. Il en résulte que le vagin est d'abord double et que l'utérus est fortement bicorne. Les auteurs ne sont pas d'accord sur l'endroit précis où débute la fusion des conduits de Müller. Nous avons donné l'opinion de Köllilker. Pour Dohrn, la fusion commence à l'union du tiers inférieur avec les deux tiers supérieurs du cordon génital; pour Langenbacher, elle débuterait, chez le lapin, au niveau des extrémités vestibulaires des conduits de Müller. Ces divergences dépendent des espèces animales observées. Le degré de soudure des deux canaux de Müller est, en effet, très variable quand on l'observe dans la série des êtres. De là, des utérus plus ou moins bicornes. Chez les marsupiaux, les uretères, qui ordinairement contournent le cordon génital, passent en son milieu ; les canaux de Müller ne peuvent se souder et donnent naissance à deux utérus et à deux vagins.

Le canal utéro-vaginal est formé à la fin du 2e mois ; à cette époque, la cloison a disparu, mais le conduit reste bicorne en haut, jusqu'à la fin du 3e mois. Le fond de l'utérus empiète, dès lors, sur les cornes qui disparaissent progressivement, si

bien que le ligament rond s'insère sur les côtés de l'utérus, au milieu du 4e mois. Les extrémités inférieures des canaux de Müller divergent et leur fusion ne s'effectue que tardivement, vers la fin du 4e mois.

Vers le 6e mois (*C*, fig. 146, p. 351), l'utérus commence à se délimiter en tant qu'organe musculeux. Un léger renflement annulaire marque, dans le conduit, ce qui deviendra le vagin. L'utérus s'épaissit à partir du col. On sait que, pendant la vie fœtale, le col forme les deux tiers de l'organe (fig. 146, *A*, *B*, *C*).

Dès l'origine, la cavité du conduit utéro-vaginal est tapissée par l'épithélium cylindrique du canal de Müller. Au début du 3e mois, l'*épithélium* est devenu stratifié sans caractère spécial; mais, dans le cours du même mois, cet épithélium se transforme en épithélium pavimenteux stratifié dans la partie inférieure ou vaginale, tandis qu'il évolue en épithélium cylindrique dans la partie supérieure ou utérine. Les deux épithéliums se continuent par une transition graduelle, qui deviendra brusque au 8e mois. Les couches épithéliales du vagin prolifèrent activement, dans le cours du 4e mois, si bien qu'elles remplissent la cavité vaginale, de bas en haut.

Le *museau de tanche* se montre, au commencement du 5e mois, sous la forme d'un bourgeon lamelleux épithélial provenant de l'extrémité supérieure de la masse épithéliale contenue dans le vagin.

Les sillons délimitant les plis des *arbres de vie* apparaissent vers la fin du 4e mois.

Dans le dernier mois de la grossesse, l'épithélium du col subit une transformation muqueuse et donne ainsi naissance au *bouchon muqueux*.

Les cellules cylindriques de l'épithélium utérin n'ont pas de cils vibratiles pendant la vie fœtale.

La muqueuse présente des dépressions folliculaires ; les *glandes* utérines ne se montrent que de la 6e à la 7e année.

Hymen. — Le vagin provenant des deux canaux de Müller, l'hymen doit être également double, au début. Il apparaît, vers le 5e mois, et ne serait, pour les auteurs un peu anciens, qu'une saillie du vagin. Budin, en 1879, résumant l'opinion classique, déclare que l'hymen n'existe pas comme membrane propre, qu'il est l'extrémité antérieure du vagin faisant saillie sur la muqueuse vulvaire, entre les petites lèvres.

Or, Pozzi a rencontré, en 1884, la membrane hymen sur un individu sans vagin. Il a été ainsi conduit à donner à cette membrane une provenance ectodermique, ce que les recherches embryologiques ne justifient pas pleinement. Toutefois, l'hymen ne serait pas simplement dû à la saillie des canaux de Müller dans le vestibule.

Tourneux a montré que les extrémités inférieures des conduits de Wolff participent à la constitution du segment hyménéal du vagin, en se fusionnant avec la portion correspondante des canaux de Müller.

Nous retrouverons l'hymen en étudiant les organes génitaux externes.

Malformations. — On peut observer, du côté de l'utérus et du vagin, des formes variées qui se rattachent à des arrêts de développement.

Il y a des *utérus doubles;* la soudure des canaux de Müller n'a lieu qu'au niveau du col. Parfois, les mêmes canaux sont presque entièrement soudés, mais ils restent séparés en haut, d'où l'*utérus bicorne.* A un degré extrême, les deux conduits de Müller restent isolés et l'on a l'*utérus didelphe*, qui s'accompagne de vagin double.

Dans d'autres cas, ils s'accolent, mais la cloison, résultant de l'adossement des parois, persiste complète (*uterus septus*) ou incomplète (*uterus subseptus*). Cette cloison peut se trouver aussi au niveau du vagin.

Un des canaux de Müller peut s'atrophier : l'utérus est *unicorne.*

Enfin, on comprend qu'un utérus simple peut exister avec un *vagin double ;* il suffit de jeter un coup d'œil sur le schéma 139.

Le développement spécial de l'hymen permet aussi de comprendre l'existence d'un *hymen double* avec *vagin unique*, par persistance de la divergence des deux extrémités inférieures des canaux de Müller. La présence d'une membrane hymen bordant un léger cul-de-sac vaginal, sans vagin proprement dit (cas de Pozzi), s'expliquerait par ce fait, que les canaux de Wolff prennent part à la formation du segment inférieur du vagin.

Restes du corps de Wolff. — PAROOPHORE (*Pa*, fig. 139). — La portion inférieure du corps de Wolff s'atrophie et laisse, comme traces, des traînées jaunâtres composées de petites masses cellulaires, qu'on retrouve, vers le hile de l'ovaire, chez la chienne et la vache. Ces traînées finissent par disparaître et semblent manquer complètement chez la femme adulte. Waldeyer leur a donné le nom de *paroophore*, pour faire entendre qu'elles sont homologues au *paradidyme* ou organe de Giraldès de l'homme.

ORGANE DE ROSENMÜLLER OU ÉPOOPHORON DE WALDEYER. — Le corps de Rosenmüller, situé dans l'aileron de la trompe, est formé par 18 à 20 tubes flexueux, dirigés du hile de l'ovaire vers la trompe. Leur extrémité aveugle est tournée vers l'ovaire, l'autre extrémité vient s'ouvrir dans un canal horizontal. Ces tubes présentent un épithélium vibratile. Les *tubes verticaux* proviennent de la *partie supérieure du corps de Wolff* et correspondent aux canaux efférents de l'épididyme.

Le *tube horizontal* ou tronc collecteur est un reste de l'*extrémité supérieure* du *canal de Wolff* (fig. 139). Ce tube horizontal présente, à l'extrémité qui regarde le pavillon, un renflement vésiculaire (*H*) qu'on appelle *hydatide*. Il est l'homologue du canal de l'épididyme.

Les dimensions de l'organe de Rosenmüller augmentent avec l'âge ; à partir de la ménopause, elles diminuent et l'organe subit une atrophie progressive.

Tourneux (1) a montré que l'époophoron, tel que nous venons de le décrire, n'est pas dans son intégrité complète. Chez la brebis, par exemple, l'on voit les extrémités internes des tubes verticaux former un réseau inclus dans la portion médullaire de l'ovaire, *réseau ovarien*, homologue au *rete testis;* de ce réseau, naissent des cordons épithéliaux pleins, connus sous le nom de *cordons médullaires*, qui se répandent, en s'irradiant, jusque dans la zone corticale ou ovigène de l'ovaire. Ces cordons seraient homologues aux canaux seminifères.

Chez la femme, l'organe de Rosenmüller n'aurait plus ni réseau ovarien, ni cordons médullaires.

Restes des canaux de Wolff. — CANAUX DE GŒRTNER. — L'extrémité supérieure des canaux de Wolff persiste en donnant naissance au canal horizontal de l'organe de Rosenmüller ; en outre, les canaux de Wolff (*CW*) peuvent se retrouver, avec le nom de *canaux de Gœrtner*, sous la forme de deux longs conduits longeant les parois latérales du vagin, remontant le long de l'utérus et venant se terminer dans l'organe de Rosenmüller ou près de lui. Leur extrémité inférieure s'ouvre dans le vestibule du vagin par un orifice voisin du méat.

D'habitude, les canaux de Wolff disparaissent en prenant part à la formation des parois vaginales. Mais ils se conservent chez certaines femelles de mammifères (truie, ruminants). On les rencontre

(1) Tourneux F. L'organe de Rosenmüller (époophore) et le parovarium (paroophore) chez les mammifères. *Journal de l'anat.* 1888.

anormalement chez la femme ; ils présentent alors des renflements et des rétrécissements irrégulièrement disposés. Il peut y avoir des portions atrophiées, si bien que la continuité du canal est interrompue.

D'après Follin, les canaux de Gœrtner ont une paroi fibro-musculaire et un épithélium cubique. Ils contiennent un liquide et peuvent être l'origine de certains kystes des parois latérales du vagin.

Descente de l'ovaire.

La descente de l'ovaire est moins intéressante que celle du testicule. A l'extrémité inférieure de la glande, nous retrouvons le *gubernaculum de Hunter*. Le mécanisme du déplacement est le même que pour le testicule. Au 4e mois, les ovaires correspondent à l'angle sacro-vertébral; du 5e au 6e mois, ils sont dans la partie moyenne de la fosse iliaque. Enfin, vers les derniers mois de la grossesse, ils siègent sur les bords de l'excavation du bassin et ont pris une direction horizontale.

Pendant cette descente, la couche ovigène, qui constituait la glande presque en totalité, se replie en gouttière. Dans la concavité de la gouttière se développe peu à peu le bulbe de l'ovaire. Jusqu'à l'âge de trois ou quatre ans, la glande se présente sous l'aspect d'un organe aplati en forme d'ellipse très allongée.

Ligament rond. — Le *gubernaculum* de Hunter (*Gb*) formerait, d'après l'opinion classique, le liga-

ment rond de la femme, lequel serait ainsi l'homologue du crémaster. On peut faire une objection à cette manière de voir : c'est que le ligament rond devrait, pour justifier cette homologie, s'attacher à l'ovaire.

En terminant ce chapitre, résumons, dans le tableau suivant, les homologies des organes génitaux internes, chez l'homme et chez la femme :

HOMOLOGIE DES ORGANES GÉNITAUX INTERNES

I. CORPS DE WOLFF

α. Portion supérieure.

HOMME	FEMME
Canaux droits, rete testis.	Réseau ovarien.
Canaux efférents. Tête de l'épididyme.	Canaux perpendiculaires de l'organe de Rosenmüller (Époophoron).

β. Portion inférieure.

HOMME	FEMME
Organe de Giraldès ou paradidyme. Vas aberrans.	Paroophore (Waldeyer).

II. CANAL DE WOLFF

HOMME	FEMME
Hydatide pédiculée de Morgagni.	Hydatide du canal horizontal du corps de Rosenmüller.
Corps et queue de l'épididyme.	Canal horizontal de ce corps.
Canaux déférents et vésicules séminales; canaux éjaculateurs.	Canaux de Gærtner.

III. CANAL DE MULLER

Hydatide non pédiculée de Morgagni.	Pavillon de la trompe et hydatide.
Utricule prostatique.	Trompe. Utérus. Vagin. Hymen.

IV. GUBERNACULUM DE HUNTER

Crémaster.	Ligament rond.

CHAPITRE XIII

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL URINAIRE DÉFINITIF.

La formation de l'appareil urinaire, dans ses organes essentiels, reins, capsules surrénales, uretères, se rattache à l'histoire de l'appareil Wolffien.

La vessie, partie accessoire et surajoutée, a une origine indépendante de cet appareil.

1° URETÈRE ET REINS.

L'opinion de Remak, qui faisait provenir l'uretère et les reins d'un bourgeonnement du cloaque, est abandonnée.

On est d'accord aujourd'hui pour faire provenir l'uretère (*U*) d'un bourgeon épithélial creux naissant de l'extrémité inférieure du canal de Wolff (*W*), un peu avant son abouchement dans le cloaque (fig. 140). Le bourgeon s'allonge en un tube qui remonte le long et en arrière du canal de Wolff.

Il ne tarde pas à se séparer du canal originel; les deux uretères indépendants contournent les canaux de Wolff et le cordon génital pour se jeter

dans la vésicule allantoïde, un peu au-dessus de l'abouchement de ces canaux.

L'accord cesse entre les auteurs, quand il s'agit de déterminer la part de l'uretère dans la formation des tubes urinifères.

Pour Kölliker, Told, l'uretère, par son extrémité supérieure, émet des verticules creux (*bassinet primitif*) qui donnent naissance à des bourgeons creux dont le nombre égale celui des futurs tubes urinifères. Les bourgeons vont à la rencontre des vaisseaux ; ceux-ci se coiffent de l'extrémité du bourgeon qu'ils refoulent. Ribber (1874) a prétendu que les vaisseaux se logent dans une courbure formée par l'extrémité du tube contournée en crosse d'évèque. Le résultat est le même : le *glomérule* a sa double paroi. Par l'accroissement ultérieur, ces tubes prennent l'aspect contourné des tubes urinifères de l'adulte.

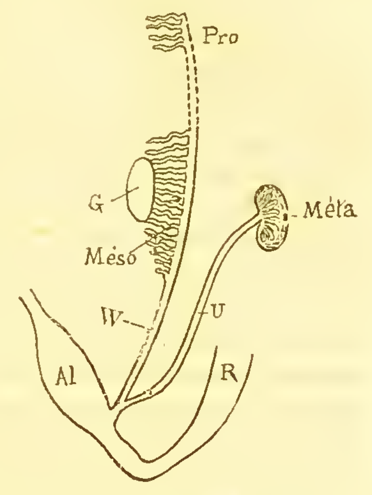


FIG. 140. — SCHÉMA MONTRANT LES TROIS APPAREILS EXCRÉTEURS DE L'URINE CHEZ LES VERTÉBRÉS.

Al, vésicule allantoïde ; — *R*, rectum ; — *Pro*, pronéphros ; — *Méso*, mésonéphros ; — *Méta*, métanéphros ; — *G*, glande génitale ; — *W*, canal de Wolff ; — *U*, uretère.

D'après les importants travaux de Semper, Braun, Fürbringer, Balfour et surtout de Sedgwick (1880-82), les reins auraient une double origine.

L'uretère, s'allongeant le long et en arrière du canal de Wolff, passe derrière le corps de Wolff et vient se terminer, en avant de ce dernier, dans une masse mésodermique semblable au blastème, au sein duquel s'est développé le corps de Wolff. Cette masse mésodermique est en continuité avec le blastème wolffien dont elle est, en réalité, le prolongement antérieur; l'une et l'autre proviennent de l'épithélium pleuro-péritonéal.

Or, d'après les auteurs cités, l'uretère donne seulement les tubes droits collecteurs par le bourgeonnement de son extrémité supérieure. La capsule de Müller, les canaux contournés, les tubes en anse de Henle se forment sur place aux dépens de la masse mésodermique dans laquelle se termine l'uretère; ils s'unissent secondairement aux tubes collecteurs.

Ainsi, la partie sécrétante du rein (métanéphros) et la partie sécrétante du corps de Wolff (mésanéphros) naissent d'un blastème commun (*blastème wolffien*) ayant une commune origine, l'épithélium pleuro-péritonéal.

On voit quels liens histogénétiques profonds unissent les organes génitaux et les organes urinaires.

Les canalicules urinifères d'abord simples tubes épithéliaux prennent, par leur accroissement même, leur aspect sinueux définitif.

D'après Toldt, les tubes collecteurs continuent à se multiplier par division dichotomique pendant

toute la vie fœtale et même après la naissance. A chaque nouvelle poussée, il se fait une nouvelle génération de tubes sécréteurs.

Les faits que nous venons d'exposer reposent sur des observations d'embryologie comparée très étendues; on tend à les admettre généralement.

Dès la 6e semaine, le rein se présente avec la forme d'un haricot. A la 8e semaine, il est nettement lobulé et cette lobulation persistera jusqu'à la naissance, quelquefois même pendant l'état adulte.

Les glomérules de Malpighi sont formés dès le 2e mois. A ce moment, la substance corticale égale la substance médullaire en épaisseur.

Au 4e mois, paraissent les anses de Henle. L'organe n'a plus ensuite qu'à s'accroître.

2° CAPSULES SURRÉNALES.

Les capsules surrénales sont deux glandes vasculaires sanguines dont la physiologie n'est pas encore connue. Leur développement a provoqué de nombreux travaux dont les plus récents sont ceux de Janosik, Weldon et Mitsukuri (1883 à 1885).

Kölliker les fait naître aux dépens d'un groupe de cellules mésodermiques qui se disposent en cordons analogues à ceux du foie. Les vaisseaux et le tissu conjonctif pénétreraient au milieu de ces éléments.

Quelques auteurs, Braun, Balfour, entre autres, ont voulu faire de la substance médullaire une annexé du système ganglionnaire sympathique.

Mais Janosik considère cette substance comme

dérivée des cellules de l'écorce transformées. Seuls, les éléments nerveux, cellules et fibres, très nombreux dans cette substance, proviendraient du grand sympathique.

D'où vient donc la substance corticale? Pour Janosik et les auteurs cités plus haut, elle provient directement ou indirectement de l'épithélium de la cavité pleuro-péritonéale, les uns admettant un bourgeonnement direct de cet épithélium, les autres considérant les capsules surrénales comme formées aux dépens d'une portion de la glande génitale arrêtée dans son développement, ou mieux aux dépens de la partie supérieure du blastème wolffien.

Il n'est pas possible, en ce moment, de trancher définitivement la question.

Un point à observer, dans le développement de ces glandes, est leur volume énorme dans les premiers mois de la vie fœtale. Elles sont d'abord beaucoup plus volumineuses que les reins. Au 5e mois, elles les égalent; puis elles diminuent peu à peu.

On a décrit des *capsules surrénales accessoires* siégeant dans les régions voisines, dans les ligaments larges, par exemple (Marchand).

3° VESSIE.

Nous avons déjà dit que la portion intra-abdominale de la vésicule allantoïde (*Al*) donnait naissance à la vessie et à l'ouraque.

La vessie se distingue, au 2e mois, comme renflement fusiforme de cette portion intra-abdominale.

Elle s'ouvre, en bas, dans le sinus uro-génital. Par son extrémité supérieure, elle se continue à plein canal avec l'ouraque. Au 3e mois, la vessie est ovoïde et présente à peu près sa forme définitive. Mais elle est abdominale. Elle descend peu à peu et, vers la fin de la 2e ou de la 3e année, elle est dans le petit bassin.

L'épithélium polymorphe de la vessie est dû à une expansion de l'épithélium cloacal, qui se substitue au revêtement entodermique primitif.

La vessie sert d'abord de réservoir urinaire au corps de Wolff, puis aux reins définitifs.

Elle peut manquer; les uretères s'ouvrent alors ordinairement dans l'urèthre, près du pubis.

La vessie est le siège d'une malformation assez difficile à expliquer : l'*exstrophie de la vessie*. La paroi abdominale antérieure présente une perte de substance; la paroi antérieure de la vessie manque; sa paroi postérieure, poussée par les intestins, vient faire hernie, à travers l'ouverture de la paroi abdominale, sous la forme d'une tumeur rougeâtre. A sa base, vers le pubis, on voit sourdre l'urine par les deux uretères. Ordinairement, la symphyse pubienne est béante et l'urèthre est en épispadias.

Il est probable qu'il s'agit là de suites de traumatisme survenu pendant la vie fœtale, avec arrêt de développement des parois abdominales? Serres, Jamain avaient voulu expliquer cette malformation en admettant, théoriquement, que la vessie se développe par deux portions latérales tendant à se rejoindre pour se souder sur la ligne médiane. Leur

explication n'eut pas d'abord grand crédit. On tend cependant à y revenir aujourd'hui, en s'appuyant sur des faits. De nombreux embryologistes ont constaté la formation de l'allantoïde par deux masses latérales venant se souder en avant (1).

4° OURAQUE.

L'ouraque, cordon fibreux étendu du sommet de la vessie à l'ombilic, provient de la portion supérieure du pédicule intra-abdominal de la vésicule allantoïde. D'abord creux, il représente un prolongement de la cavité vésicale. Vers le milieu de la vie fœtale, l'ouraque s'oblitère et se transforme en organe ligamenteux.

L'oblitération peut ne pas se produire ; la cavité vésicale communique alors largement avec la cavité de l'ouraque et il en résulte une *fistule urinaire ombilicale*. On voit, au moment de la miction, l'urine sourdre au sommet d'une tumeur rouge, du volume d'une cerise, siégeant à l'ombilic.

Cette fistule est ordinairement congénitale. Elle s'établit quelquefois brusquement, chez des sujets à fonctions normales jusque-là, et, chez lesquels, un obstacle au cours uréthral de l'urine s'est produit subitement.

(1) Voyez Debierre. Développement de la vessie, de la prostate et du canal de l'urèthre. *Thèse d'agrégation*, 1883. — Retterer, *mémoire cité*, 1890.

CHAPITRE XIV

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES GÉNITAUX EXTERNES.

Nous comprendrons, sous le nom d'organes génitaux externes, tous ceux dont le revêtement épithélial provient de l'ectoderme.

Leur développement a été décrit avec exactitude, dès 1813, par Tiedemann. Meckel (1815), Rathke (1832) ont complété les notions classiques qui règnent encore et, d'après lesquelles, Ecker (1) a dessiné les figures reproduites dans tous les traités.

Tout récemment Tourneux (1889), Retterer (1890) ont publié, sur le sujet, des mémoires importants (2).

1° ÉTAT INDIFFÉRENT.

Nous avons déjà décrit (Voy. p. 227) la constitution de la paroi cloacale, sa déhiscence, et enfin le

(1) Ecker. *Icones physiologicæ*. Pl. XXIX. Leipzig, 1859.

(2) Tourneux. Premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus, chez l'embryon de mouton. *Journ. de l'anat.* Paris, 1888. — Du tubercule génital chez le fœtus humain. *Ibid*, 1889.

Retterer. Origine et évolution de la région ano-génitale des mammifères. *Journ. de l'anat.* Paris, 1890.

mode de cloisonnement du cloaque, sa division en *région anale* et en *sinus uro-génital*. La cloison uréthro-rectale et le rudiment du périnée sont formés à la fin du 2e mois.

Les lèvres de l'orifice cloacal (*Cl*, fig. 141, *A*) se sont épaissies en un bourrelet circulaire, dont l'arc

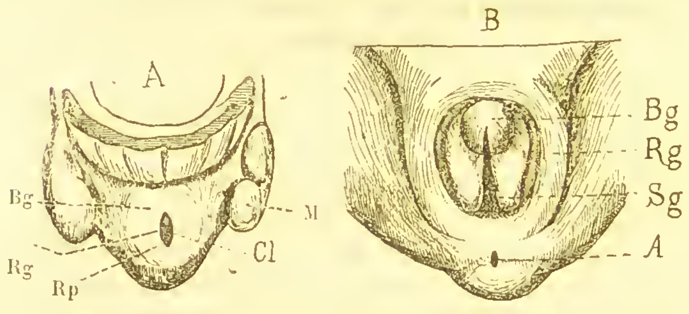


Fig. 141. — Développement des organes génitaux externes. État indifférent (d'après les modèles en cire d'Ecker-Ziégler).

A. *Cl*, cloaque ; — *M*, tubercule, rudiment du membre inférieur ; — *Rp*, repli post-anal ; — *Rg*, replis génitaux ; — *Bg*, bourgeon génital.
B. Embryon de huit semaines ; — *Bg*, bourgeon génital ; — *Sg*, sinus uro-génital ; — *Rg*, replis génitaux ; — *A*, anus.

postérieur forme le *repli post-anal* (*Rp*), dont la partie moyenne constitue les *replis génitaux* (*Rg*), tandis que l'extrémité antérieure devient le *tubercule génital* (*Bg*).

Quand les deux moitiés postérieures des replis génitaux se sont soudées sur la ligne médiane (*B*, fig. 141), le *sinus uro-génital* (*Sg*) représente une fente, limitée en arrière par le périnée et la cloison uréthro-rectale, sur les côtés par la portion anté-

rieure des replis génitaux (*Rg*). En avant, la fente se prolonge sur la face inférieure du bourgeon ou tubercule génital (*Bg*), sous le nom de *sillon génital*. Les parois du sinus sont tapissées par les restes épithéliaux de la lame ou membrane cloacale.

Le sinus uro-génital est ainsi nommé parce qu'il reçoit le pédicule de l'allantoïde, les uretères, les canaux de Wolff et les canaux de Müller. Mais il est bon de noter que, tout d'abord, lorsque le cloisonnement du cloaque vient de se produire, les canaux de Müller ne s'y abouchent pas encore. Langenbacher, Dohrn, Tourneux (1) ont établi que les canaux de Müller descendent plus tardivement dans la cloison uréthro-rectale; leur abouchement dans le sinus n'est réalisé qu'au milieu du 3e mois.

Au commencement du 3e mois, l'extrémité du tubercule génital (*Bg*) présente un renflement, premier rudiment du gland. La fente uro-génitale se prolonge sur la face inférieure du tubercule; mais elle s'arrête au niveau de la base du gland. De là, le *sillon génital*, ou *gouttière uréthrale*, est prolongé, le long de la face inférieure du gland par une crête longitudinale se terminant, à l'extrémité du gland, par une houppe plus élevée. Cette crête, *mur* ou *rempart épithélial du gland* (Tourneux), de nature épithéliale, représente l'extrémité antérieure de la lame cloacale qui, au niveau du tubercule génital, a pris le nom de *lame uréthrale*.

L'échauche embryonnaire, que nous venons de

(1) *Revue biologique du nord de la France*, 1889.

décrire, correspond à la première moitié du 3e mois. On ne peut, à ce stade, distinguer le sexe futur; on est en présence d'un *état indifférent.* Cependant, si les parties ne font que s'accroître, sans présenter d'autres modifications morphologiques, on arrive tout naturellement aux organes génitaux externes de la femme. Tous les fœtus présentent donc, à un moment de leur évolution, le type féminin. Ce type est transitoire si le fœtus prend le sexe masculin.

2° TYPE MASCULIN.

Le type masculin est le terme parfait de l'évolution des organes génitaux externes. Il s'accuse nettement dans le cours du 3e mois.

Urèthre. — Les lèvres du sinus uro-génital, c'est-à-dire la portion des replis génitaux située en avant du périnée, convergent vers la ligne médiane et se soudent d'arrière en avant, en formant les parois des *bourses* et les parois de la *portion spongieuse de l'urèthre.* La trace de cette soudure persiste (raphé du scrotum, raphé du pénis, fig. 143, *Rscr*).

La gouttière uréthrale se ferme donc d'arrière en avant; à la fin du 3e mois, elle est encore béante dans le voisinage de la base du gland (*U*, fig. 143). De là, elle se prolonge, jusqu'à l'extrémité de la verge, par une gouttière creusée dans le mur épithélial. Cette gouttière progresse graduellement, au fur et à mesure qu'elle se ferme en arrière, pour constituer la *portion balanique* du canal de l'urèthre.

Le sinus uro-génital, c'est-à-dire la fente qui

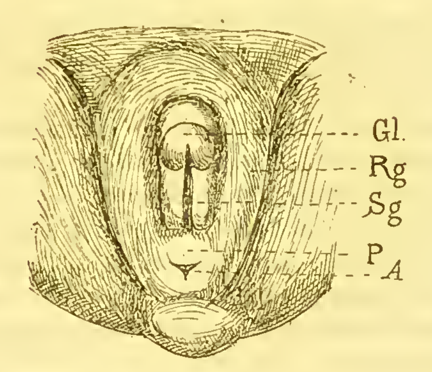


Fig. 142.

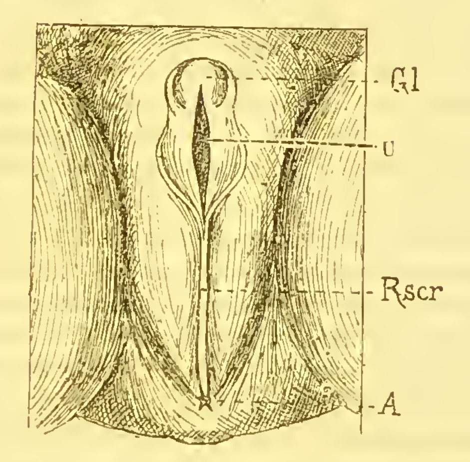


Fig. 143.

Développement des organes génitaux externes. Type masculin (d'après les modèles en cire d'Ecker-Ziégler).

Fig. 142. — Embryon de deux mois et demi.

Gl, gland; — *Rg*, repli génital; — *Sg*, sinus uro-génital; — *P*, périnée; — *A*, anus.

Fig. 143. — Embryon de trois mois.

Gl, gland; — *Rscr*, repli scrotal; — *A*, anus; — *U*, gouttière uréthrale.

reçoit, en arrière, la gouttière uréthrale du pénis, forme les *portions prostatique et membraneuse de l'urèthre.*

L'ÉPITHÉLIUM DE L'URÈTHRE, pavimenteux stratifié au début, commence à devenir prismatique vers le milieu du 5e mois; l'épithélium prismatique à plusieurs couches ne tarde pas à tapisser tout le canal.

Les GLANDES naissent, vers le 3e mois, sous la forme de bourgeons épithéliaux pleins qui, au 6e mois, se prolongent jusqu'à la face externe du tissu spongieux.

Les premiers bourgeons des GLANDES PROSTATIQUES (1) s'aperçoivent, au milieu du 3e mois, sur les parois latérales du canal, au niveau du verumontanum. Au milieu du 4e mois, les bourgeons primitifs sont couverts de bourgeons secondaires. Le tronc principal s'est transformé en un tube à lumière étroite.

Les glandes s'allongent rapidement; au milieu du 5e mois, elles plongent dans un tissu dense, serré, à disposition reticulée, dans lequel on commence à distinguer les faisceaux musculaires lisses anastomosés. Au milieu du 9e mois, le réseau musculaire est nettement accusé. Sur le fœtus à terme, la prostate se rapproche de la configuration qu'elle présente chez l'adulte ; son diamètre transversal est de 11 millimètres.

Les SINUS OU LACUNES, replis de la muqueuse que

(1) Tourneux. Du tubercule génital. *Journ. de l'anat.* 1889, page 257.

l'on observe chez l'adulte, n'existent pas chez le fœtus. Cependant, Tourneux a montré que le SINUS DE GUÉRIN (limité en bas par la valvule de ce nom) paraît, vers le 6e mois, sous la forme d'un bourgeon épithélial plein, dirigé d'avant en arrière et mesurant 4 millimètres. Au commencement du 6e mois, il se creuse d'une cavité centrale et se termine par un bouquet de diverticules glandulaires.

Pénis. — Le tubercule génital est d'abord constitué par une masse de cellules mésodermiques la plupart arrondies ou ovalaires, masse enveloppée par une couche ectodermique.

Les deux CORPS CAVERNEUX et le CORPS SPONGIEUX DE L'URÈTHRE (*squelette pénien embryonnaire* de Retterer) se développent au milieu de ces éléments mésodermiques.

Dans l'axe du tubercule génital, paraît un cordon cellulaire plus dense, formé par des éléments mésodermiques plus serrés et plus petits, totalement privé de vaisseaux. Ce cordon envoie un prolongement, de chaque côté, dans les lèvres de la gouttière uréthrale et dans la partie antérieure des replis génitaux. Puis, il se divise en deux moitiés symétriques, séparées par une lame intermédiaire de tissu fasciculé et enveloppées d'une zône de ce même tissu. Plus tard, de chaque côté de la ligne médiane, chaque moitié forme un corps caverneux, par sa portion supérieure, tandis que la portion inférieure entoure le canal de l'urèthre et, en se fusionnant avec sa congénère, forme le corps spongieux.

Ainsi, au début, le tissu érectile est absolument

privé de vaisseaux, comme l'avait vu Nicolas (1); son développement ne se rattache donc pas à l'histogénèse des capillaires, comme le pensaient Legros et Cadiat. Les vaisseaux se montrent, au contraire, tardivement dans les masses mésodermiques qui doivent devenir érectiles; vers le 5e mois, dans les corps caverneux. Il est à remarquer que l'appareil érecteur du pénis se développe par une traînée cellulaire analogue aux traînées qui précèdent la formation des pièces squelettiques des membres. L'os pénien de certains animaux (chien, cobaye, etc.) n'est d'ailleurs qu'un dérivé des corps caverneux; il est précédé de cartilage, ce qui confirme l'analogie existant entre le développement du pénis et celui des membres.

Le GLAND n'est que l'extrémité antérieure du cordon cellulaire dense et serré qui précède les corps caverneux. Les capillaires s'y montrent au début du 3e mois. Classiquement, on le considère comme le renflement antérieur du corps spongieux de l'urèthre, analogue au bulbe qui en est le renflement postérieur. Les récents travaux de A. Nicolas (2), de Tourneux, de Retterer ont établi que cette interprétation est fausse. En réalité, toute la portion dorsale du gland (les trois quarts de l'organe) est constituée par l'épanouissement des corps caverneux; la portion inférieure est formée par les prolongements

(1) Organes érectiles. *Thèse d'agrégation*, 1886.
(2) Sur l'appareil copulateur du bélier. *Journ. de l'anat.* 1887.

latéraux des corps caverneux qui se replient en bas, pour se réunir sur la ligne médiane, en entourant l'extrémité antérieure du corps spongieux.

Le gland est recouvert d'un épithélium pavimenteux stratifié, longtemps confondu avec celui du prépuce.

Le PRÉPUCE paraît, à la fin du 3e mois, sous forme d'un bourrelet mésodermique semi-lunaire; il se soulève à la base du gland et s'avance sur celui-ci, au point de le recouvrir en totalité, à la fin du 4e mois. Les extrémités inférieures du croissant préputial s'unissent, à la face inférieure du gland, à mesure que se ferme l'urèthre balanique, pour constituer le *frein du prépuce*.

Le bourrelet préputial chemine dans l'épaisseur de l'épithélium qui recouvre le gland et le décompose en deux lames : l'une, externe, qui formera l'épiderme du prépuce, l'autre, profonde, intermédiaire au gland et au prépuce et que Tourneux désigne sous le nom d'*épithélium balano-préputial*. Cet épithélium reste indivis pendant la vie fœtale, et ce n'est qu'après la naissance (Bokai) qu'il subit un clivage permettant au prépuce de se séparer du gland.

3° TYPE FÉMININ.

Le cloisonnement du cloaque se fait dans un sexe comme dans l'autre. La différenciation commence à se traduire par un arrêt dans le reploiement et dans la soudure de la partie antérieure des replis

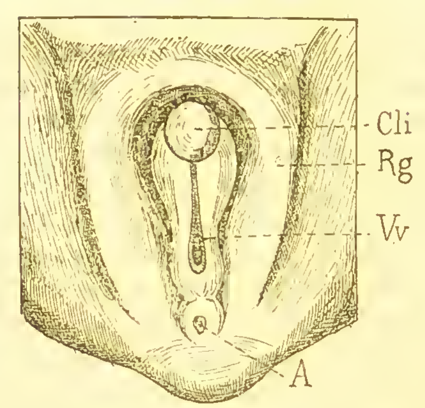


Fig. 144.

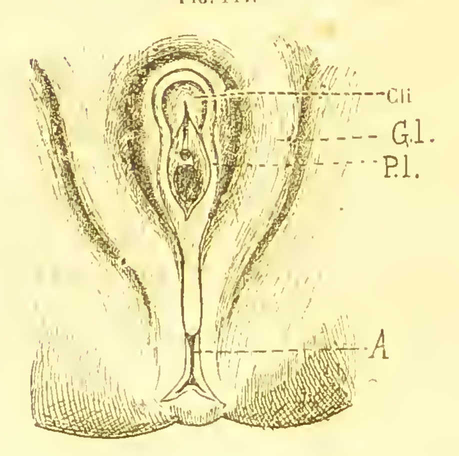


Fig. 145.

Développement des organes génitaux externes. Type féminin (d'après les modèles en cire d'Ecker-Ziégler.

Fig. 144. — Embryon de deux mois et demi.
Cli, clitoris; — *Rg*, repli génital; — *Vv*, vestibule du vagin; — *A*, anus.

Fig. 145. — Embryon de quatre mois et demi.
Gl, grandes lèvres; — *Pl*, petites lèvres; — *A*, anus; — *Cli*, clitoris.

génitaux (*Rg*, *fig.* 144) et des lèvres du sillon génital. La différence des sexes s'accentue dans le cours du 3e mois.

Vulve. — La région où les replis génitaux cessent de se souder est la FOURCHETTE. A partir de là, ils restent séparés et forment les GRANDES LÈVRES. Celles-ci présentent bientôt un sillon longitudinal qui les divise en deux replis inégaux : l'un externe, la grande lèvre définitive ; l'autre interne, la PETITE LÈVRE (*Gl*, *Pl*, fig. 145).

Vestibule. — En avant de la fourchette, l'extrémité inférieure du sinus uro-génital et le sillon génital, qui la prolonge en avant, persisteront sous forme d'une fente, le *vestibule du vagin*, dans lequel s'ouvriront l'urèthre et le vagin.

Quand le périnée et la cloison uréthro-rectale sont formés (fin du 2e mois), le segment antérieur du cloaque est désigné sous le nom de sinus uro-génital. Chez la femme, la dénomination n'est pas juste tout d'abord, car les canaux de Müller ne s'ouvrent pas encore dans le sinus. Les deux canaux, à l'état de tubes épithéliaux juxtaposés, sans enveloppe mésodermique, sont obligés de s'insinuer dans la cloison uréthro-rectale. Leur extrémité inférieure est bientôt remplie par les éléments cellulaires d'un épithélium pavimenteux stratifié, et, lorsque les conduits de Müller arrivent au sinus, vers le milieu du 3e mois, on assiste plutôt à un mélange de l'épithélium müllérien et de l'épithélium du sinus qu'à un abouchement de canaux dans une cavité. A ce moment, les extrémités inférieures des conduits

müllériens divergent; leur fusion n'a lieu qu'à la fin du 4e mois. Dès lors, un vagin unique s'ouvre dans le vestibule. Nous savons, d'ailleurs, la part que prennent les canaux de Wolff à la constitution du segment vagino-hyménéal.

Cet abouchement tardif des canaux de Müller dans le sinus est important pour expliquer les malformations de la région.

Urèthre. — Le sillon génital persistant chez la femme, il n'y aura pas de portion spongieuse de l'urèthre, en tant que conduit. Mais, l'épithélium qui tapisse le sillon subit la même évolution que celui de la portion spongieuse de l'urèthre de l'homme : de pavimenteux stratifié, il deviendra prismatique stratifié; il retourne cependant à l'état pavimenteux stratifié, chez la femme adulte.

L'urèthre de la femme est donc réduit au canal d'excrétion de la vésicule allantoïde, c'est-à-dire à la portion supéro-antérieure du sinus uro-génital, (*Ur*, fig. 146, *C*). Il est l'homologue des portions prostatique et membraneuse de l'urèthre de l'homme.

Aussi, trouve-t-on, dans toute la longueur de l'urèthre féminin, des Glandes homologues aux glandes prostatiques de l'homme (1); plus nombreuses et plus développées au pourtour du méat urinaire, elles peuvent être le siège de concrétions calcaires. Ces glandes évoluent plus lentement et plus tardivement que chez le fœtus mâle; leur

(1) Tourneux. Du tubercule génital. *Journ. de l'anat.* 1889.

structure, chez la femme adulte, répond à celle qu'on observe, chez le fœtus mâle, du 5e au 6e mois.

Sur le bord postérieur de l'orifice uréthral, de chaque côté de la ligne médiane, s'ouvrent deux conduits signalés, pour la première fois, par Skene (1880). D'une longueur de 5 millimètres à 2 centi-

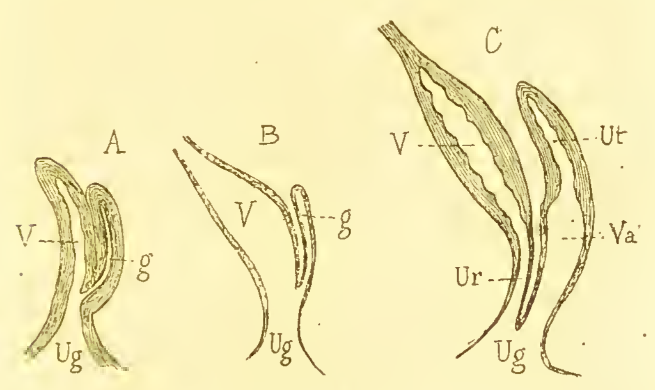


Fig. 146. — Sinus uro-génital et annexes sur des embryons humains (d'après Kölliker).

A, chez l'embryon de trois mois; — *B*, chez l'embryon de quatre mois; — *C*, chez l'embryon de six mois. — *Ug*, sinus uro-génital; — *V*, vessie; — *g*, canal génital, rudiment de l'utérus et du vagin; — *Ur*, urèthre; — *Ut*, utérus; — *Va*, vagin.

mètres, d'un calibre de 1 millimètre, chez l'adulte, ces conduits existeraient 80 fois sur 100 (Kochs). Ils ont été pris, à tort, pour les extrémités inférieures des canaux de Wolff; on doit les rattacher aux glandes uréthrales sous le nom de *glandes de Skene*.

Clitoris. — Le clitoris se développe absolument

comme le pénis; seulement il reste, au point de vue morphologique et histogénétique, à un stade moins avancé que le pénis.

Les CORPS CAVERNEUX et le gland du clitoris ont des aréoles vasculaires moins larges, mais c'est, à l'origine, le même tissu dense et serré; le clitoris peut aussi renfermer, comme le pénis, des productions cartilagineuses et même un osselet.

Le GLAND CLITORIDIEN, contesté par certains auteurs, existe. Kobelt a montré sa structure érectile. A sa face inférieure, se produit un *mur épithélial* semblable à celui du gland du pénis; mais, comme la *gouttière balanique*, dont il se creuse, ne se ferme pas chez la femme, le gland clitoridien est fissuré à sa face inférieure.

Le CORPS SPONGIEUX étalé, puisque le sillon génital ne se ferme pas, reste à l'état de tissu érectile embryonnaire et double la muqueuse du *sillon balano-uréthral* qui va du gland au méat urinaire. Il forme ainsi ce que Pozzi a décrit (1884) sous le nom de bride masculine. Au niveau du méat, la bride se divise en deux faisceaux, pour l'entourer et se perdre dans la membrane hymen. En vertu de cette connexion, Pozzi a voulu faire de l'hymen l'homologue du bulbe de l'urèthre, opinion trop restrictive. En effet, Henle a décrit des hymens contenant du tissu érectile, mais ce tissu érectile était en rapport de continuité avec les bulbes du vagin. Bulbe et hymen doivent donc être associés dans cette homologie confirmée par Kobelt qui a décrit, sous le nom de *réseau intermédiaire*, une double

voie veineuse de communication entre le gland clitoridien et les bulbes du vagin.

GLANDES VULVO-VAGINALES. — L'homologie du bulbe hyménéal et du bulbe uréthral de l'homme ressort encore des connexions organiques. A l'entrée du vagin, on trouve les deux *glandes vulvo-vaginales* de Bartholin ou de Huguier, qui ont la même structure que les glandes de Cowper.

Ces glandes paraissent, au 3e mois, sous la forme de bourgeons pleins venant de l'épithélium du sinus uro-génital. Au 4e mois, les bourgeons présentent des ramifications, au nombre de cinq. Au 5e mois, des bourgeons secondaires sont visibles; enfin, au 6e mois, la glande mesure une épaisseur de 1 millimètre sur 1mm8 de longueur (Van Ackeren) (1).

PRÉPUCE DU CLITORIS. — Vers la fin du 3e mois, un bourrelet mésodermique se soulève à la base du gland; il le recouvre complètement dans le cours du 4e mois. Le prépuce clitoridien est adhérent au gland et l'épithélium commun présente la même évolution que chez le mâle. La gouttière balanique ne se fermant pas, il n'y aura pas de *frein préputial*.

A la face inférieure du gland, on trouve la GLANDE CLITORIDIENNE dont le développement est identique à celui du sinus et de la valvule de Guérin.

Nous retrouvons ainsi, dans l'appareil génital externe de la femme, tous les éléments du même appareil chez l'homme. Le tableau ci-joint rappel-

(1) *Zeitschrift f. Wissenchaft. Zoolog.*, 1889.

lera les diverses homologies établies dans ce chapitre.

HOMOLOGIE DES ORGANES GÉNITAUX EXTERNES

HOMME	FEMME
Gland du pénis.	Gland du clitoris.
Corps caverneux du pénis.	Corps caverneux du clitoris.
Portion spongieuse de l'urèthre.	Sillon balano-uréthral et bride masculine (vestibule du vagin).
Sinus et valvule de Guérin.	Glande clitoridienne.
Bulbe uréthral.	Hymen et bulbe du vagin (bulbe hyménéal).
Portions prostatique et membraneuse de l'urèthre.	Urèthre tout entier et glandes péri-uréthrales.
Glandes de Méry ou de Cowper.	Glandes de Bartholin.
Prépuce ; fourreau de la verge ; bourses.	Prépuce ; petites lèvres ; grandes lèvres.

Malformations. — 1° **Chez l'homme.** — La plus banale des malformations est l'*étroitesse congénitale* du méat qui peut être complètement fermé. Il existe aussi des *oblitérations partielles* siégeant sur le trajet du canal.

Deux malformations congénitales plus importantes sont l'*hypospadias* et l'*épispadias*.

L'HYPOSPADIAS est caractérisé par l'ouverture de

l'urèthre à la face inférieure de la verge. L'orifice peut siéger : à la face inférieure du gland, entre le gland et le scrotum, au milieu du scrotum divisé ; de là trois variétés d'hypospadias : *balanique*, *pénien* et *scrotal*.

Dans l'*hypospadias balanique*, qui siège ordinairement à la base du gland, on trouve souvent un diverticule prolongeant l'urèthre jusqu'au méat mais ne communiquant pas, ordinairement, avec ce canal.

L'*hypospadias pénien* se rencontre sur un point quelconque, entre le gland et la racine des bourses.

Dans l'*hypospadias scrotal*, les bourses sont divisées sur la ligne médiane ; l'urèthre s'ouvre au fond de l'interstice qui les sépare. Que la verge soit atrophiée, que les testicules soient en ectopie et ces organes ressembleront aux organes génitaux de la femme.

L'explication de l'hypospadias se trouve facilement dans l'embryologie : le sillon génital ne s'est pas soudé au point où siège la malformation. Dans l'hypospadias balanique, l'extrémité antérieure du sillon génital reste béante ; mais la portion balanique de l'urèthre peut évoluer normalement dans le mur épithélial, sans s'aboucher avec la portion pénienne du canal. De là, l'existence du diverticule s'ouvrant au sommet du gland.

Dans l'ÉPISPADIAS, l'urèthre s'ouvre sur la face dorsale de la verge. Cette lésion coïncide assez souvent avec l'écartement de la symphyse pubienne et avec l'exstrophie de la vessie. L'explication embryogénique est assez difficile à donner. Albrecht,

au congrès des chirurgiens allemands de 1886, a avancé que les corps caverneux sont tenus à distance l'un de l'autre par la réplétion exagérée de l'allantoïde, réplétion qui amène, en même temps, l'écartement de la symphyse pubienne. L'urèthre pourrait alors s'ouvrir à la face dorsale du pénis. Cette théorie peut être vraie quand il y a écartement de la symphyse, mais elle ne peut s'appliquer au simple épispadias pénien.

2° **Chez la femme.** — ANUS VAGINAL. — On trouve, chez la femme, une malformation rare, consistant en l'abouchement du rectum dans le vagin et connue sous le nom d'*anus vaginal.* L'anus vrai manque ou est réduit à un cul-de-sac. Avec l'ancienne théorie du cloaque externe et du cloaque interne, l'anus vaginal est inconcevable, puisque les canaux de Müller n'ont jamais de rapport avec le rectum. Mais, si l'on tient compte du cloisonnement cloacal par la soudure des deux replis latéraux et de l'abouchement tardif des canaux de Müller dans le sinus uro-génital, on peut s'expliquer la malformation. En effet, si les replis latéraux du cloaque ne se soudent pas, à leur partie inférieure, le rectum s'abouche dans l'urèthre. Les canaux de Müller s'allongent par en bas, s'insinuant dans la cloison uréthro-rectale déjà formée et se dirigeant vers le sinus uro-génital. Leurs extrémités inférieures, à l'état de simples tubes épithéliaux, rencontreront donc, à un moment donné, le trou de communication entre le rectum et l'urèthre, d'où abouchement du rectum et du vagin.

La présence d'une membrane hymen en avant de l'anus vaginal se comprend d'ailleurs, si l'on se souvient que l'hymen se développe, en partie, aux dépens de l'extrémité inférieure des canaux de Wolff.

Certains auteurs, pour expliquer cette malformation, ont avancé que le vagin se développait aux dépens des canaux de Müller et aussi aux dépens d'une portion du sinus uro-génital. Dès lors, l'abouchement du rectum dans la portion inférieure ou extra-müllérienne du vagin s'expliquerait comme tout abouchement du rectum dans le sinus uro-génital, par un arrêt de cloisonnement. Malheureusement, ce mode de développement du vagin n'est pas démontré (1).

3° **Hermaphrodisme.** — On donne le nom d'hermaphrodite à un individu sur lequel on trouve réunis les attributs des deux sexes.

L'*hermaphrodisme* est dit *vrai* quand l'individu possède à la fois un testicule et un ovaire, car ce sont ces glandes seules qui établissent la sexualité.

Le plus souvent, on trouve une persistance de l'état embryonnaire. Les appareils excréteurs mâle et femelle existent en totalité ou en partie, avec des organes génitaux externes présentant des arrêts divers de développement ; tous ces cas rentrent dans le *pseudo-hermaphrodisme*.

Le type le plus fréquent de pseudo-hermaphro-

(1) Nous avons déjà signalé, à propos de la région anale, les autres abouchements anormaux du rectum (voir p. 233).

disme est l'hypospadias scrotal. Les individus qui en sont atteints, obligés d'uriner *à croupeton*, sont souvent pris pour des femmes.

Nous ne proposerons pas une classification des hermaphrodites. Nous avons assisté à l'évolution des glandes sexuelles, nous avons constaté la coexistence embryonnaire des deux appareils excréteurs mâle et femelle, nous avons trouvé un état indifférent pour les organes génitaux externes. Que l'on suppose les combinaisons les plus diverses d'arrêts de développement et de persistances d'états transitoires et l'on comprendra les variétés multiples de l'hermaphrodisme.

Êtres à testicules avec des organes sexuels externes de femme ou hypospades scrotaux, êtres à ovaires avec des organes génitaux d'hommes, individus ayant un testicule d'un côté et un ovaire de l'autre avec organes externes à type variable, tous témoignent de la dualité primitive de l'appareil génital.

CHAPITRE XV

DÉVELOPPEMENT DU TÉGUMENT EXTERNE.

I. PEAU

La peau se compose de deux couches bien distinctes : 1° l'*épiderme*, véritable épithélium stratifié limité, à la partie profonde, par une membrane basale amorphe supportant une rangée de cellules hautes, presque cylindriques, qu'on nomme cellules de la couche basale ; 2° le *derme*, à structure conjonctive, présentant à sa face superficielle la ligne ondulée des papilles.

Ces deux parties, d'aspect si différent, ont une origine embryogénique distincte : l'épiderme est formé par l'ectoderme ; le derme, par la lame fibro-cutanée du mésoderme.

1° **Épiderme**. — Au début, vers la 5e semaine, l'épiderme est simplement constitué par deux couches de cellules : l'une, superficielle, à cellules polygonales ; l'autre, située au-dessous, formée de cellules plus petites et rondes, premier rudiment du corps muqueux. La couche superficielle se dispose en une membrane qui ne tarde pas à entrer en voie de dépérissement et à se détacher.

Dès le 4e mois, l'épiderme est à deux ou trois couches : à la surface, se trouve toujours la couche à cellules hexagonales. Au 5e mois, le corps muqueux possède plusieurs couches et les cellules les plus profondes se disposent en *cellules de la couche basale*.

Au 7e mois, les deux couches de l'épiderme sont nettement séparées, comme chez l'adulte ; les squamules de la superficie n'ont pas de noyaux.

Enfin, chez le nouveau-né, on trouve les cellules crénelées dans les couches profondes du corps muqueux de Malpighi.

Desquamation ; vernis caséeux. — Nous savons que la première couche épidermique tombe sous forme de membrane. A partir du 5e mois, l'épiderme présente une desquamation généralisée. Les produits épidermiques ainsi détachés, mêlés aux sécrétions des glandes sébacées, forment le *smegma embryonum* ou *vernix caseosa*, substance blanchâtre, visqueuse, surtout abondante au niveau des plis articulaires et des organes génitaux externes. Le vernis caséux se dissout en partie dans les eaux de l'amnios.

Après la naissance, la couche superficielle de l'épiderme tombe pendant les deux ou trois premiers jours.

L'épiderme du nouveau-né a une épaisseur relativement plus grande que l'épiderme de l'adulte, ce qui tient à la richesse cellulaire de la couche muqueuse.

Pigment. — Les granulations pigmentaires, qui

donnent à la peau ses teintes variables, siègent dans les cellules du corps muqueux. A la naissance, le pigment est très peu abondant, même chez les races colorées; les nègres ont la peau rosée. Le pigment se développe d'abord au niveau des ongles, autour du mamelon, aux parties génitales; la généralisation est faite du 5e au 6e jour (Camper). Dans les races blanches, le pigment apparaît dans le cours des premières années.

Extension et accroissement. — L'accroissement de l'épiderme, en épaisseur et en surface, est dû à des phénomènes de prolifération karyokinétique surtout manifestes dans les cellules du corps muqueux.

Quant à l'*évolution épidermique*, elle est bien connue depuis les travaux de Ranvier. Les cellules du corps muqueux sont poussées, par leur prolifération même, des parties profondes vers la superficie. Arrivées dans une certaine zone, désignée sous le nom de *stratum granulosum*, leurs noyaux s'atrophient, les filaments qui unissent les cellules s'effacent, le protoplasme s'infiltre de gouttes d'éléidine ; les cellules s'aplatissent. Puis, les noyaux et les gouttes d'éléidine disparaissent, les cellules réduites en lames minces se soudent par leurs bords; cette dernière zone de transition est le *stratum lucidum*. De là, les cellules arrivent dans la couche cornée proprement dite, où elles se dissocient. Tel est le processus de *kératinisation* du revêtement épidermique.

2° **Derme.** — Le derme est d'abord formé, vers le 2e mois, par une masse de cellules mésodermi-

ques dont les unes sont arrondies, les autres fusiformes. A la surface, il est limité par la *membrane basale* anhiste, probablement sécrétée par les cellules profondes du corps muqueux. Les premières papilles se montrent, aux mains et aux pieds, vers le 6e mois. Les fibres élastiques apparaissent au 7e mois.

Le TISSU CONJONCTIF SOUS-CUTANÉ, distinct au 3e mois, est formé par une zone de cellules fusiformes. Les premiers amas graisseux sont visibles au 4e mois. Au 6e mois, le tissu conjonctif sous-cutané forme un pannicule adipeux généralisé.

II. ORGANES ANNEXES

Nous avons à examiner une série d'organes qui, tous, représentent des productions épidermiques dans leur partie essentielle.

1° **Ongles.** — Vers le 3e mois, sur la face dorsale des dernières phalanges, le derme présente un repli, qui se traduit par une dépression sur une coupe longitudinale. Examiné en surface, ce repli offre l'aspect d'une gouttière courbe à concavité inférieure. Le repli forme la *matrice de l'ongle;* la portion plane du derme située au-dessous sera le *lit de l'ongle.* A ce niveau, le derme présente des crêtes longitudinales.

Les cellules du corps muqueux remplissent la dépression formée par le repli du derme. Les premiers vestiges de la substance de l'ongle se montrent, au 4e mois, sous la forme d'une couche unique de cellules pâles et polygonales, se développant entre

le corps muqueux et la couche cornée qui reste au-dessus, sous le nom d'*éponychium* de Unna. L'accroissement de l'ongle en longueur et en épaisseur est dû à une transformation spéciale des cellules du corps muqueux occupant la matrice et le lit de l'ongle. Dans la zone du corps muqueux qui correspond au *stratum granulosum*, on ne trouve pas des gouttes d'éléidine, mais une substance granuleuse, *substance onychogène*. Le processus de kératinisation unguéale diffère donc un peu du processus épidermique. Les cellules unguéales possèdent un noyau rudimentaire, ce qui les distingue des cellules cornées de l'épiderme.

D'après les dernières recherches de Kölliker (1888), l'ongle ne se forme pas simultanément sur toute la surface du lit. Le processus de kératinisation débute dans le tiers postérieur du lit. De là, à partir du milieu du 5e mois, la racine pousse d'avant en arrière et s'enfonce dans la gouttière unguéale ; au 8e mois, l'ongle commence à pousser en avant pour acquérir un bord libre (1).

L'ongle est caché par la couche cornée, qui persiste au-dessus jusqu'au 5e mois. A ce moment, la substance unguéale est à nu sur la face dorsale de l'ongle.

2° **Poils**. — Les premiers rudiments des poils se montrent au front et aux sourcils, du 3e au 4e mois,

(1) Bien des points de détail du développement de l'ongle restent encore en discussion. Voyez Curtis, développement de l'ongle chez le fœtus humain. *Journ. de l'Anat.* 1889.

sous la forme de bourgeons pleins du réseau de Malpighi, s'enfonçant obliquement dans le derme (fig. 147).

En regard des bourgeons, on observe, dans le derme même, un amas de petites cellules connectives que l'on désigne sous le nom de *nodule connectif*. Le bourgeon repousse d'abord devant lui le nodule connectif ; mais, bientôt, le bourgeon épi-

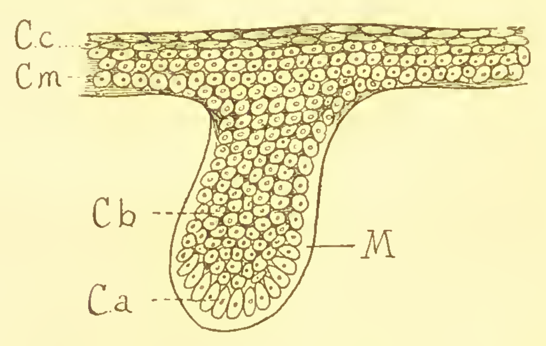


Fig. 147. — Un rudiment pileux de l'épiderme du front d'un embryon humain de seize semaines.

Cc, couche cornée de l'épiderme ; — *Cm*, couche muqueuse ; — *Cb*, cellules brunes arrondies et *Ca*, cellules allongées dont l'ensemble forme le rudiment pileux ; — *M*, membrane basale limitant le bourgeon (d'après Kölliker).

thélial se déprime en une cupule (*F*, fig. 148) dans laquelle se loge le nodule connectif qui devient la *papille du poil*.

Au 4e mois, la membrane basale (*M*) de l'épiderme se distingue autour du bourgeon ; une couche fibro-mésodermique la revêt bientôt en dehors, constituant la paroi du follicule pileux.

Dans le follicule (fig. 148), les cellules épithéliales se distinguent en deux zones une externe, ou *gaîne épithéliale externe* (*Gre*) qui représente le corps muqueux ; une interne, ou *gaîne épithéliale interne* (*Gri*), composée de trois rangées de cellules qui sont, en allant de dehors en dedans : la *couche de Henle*, la *couche de Huxley* et la *cuticule du poil*.

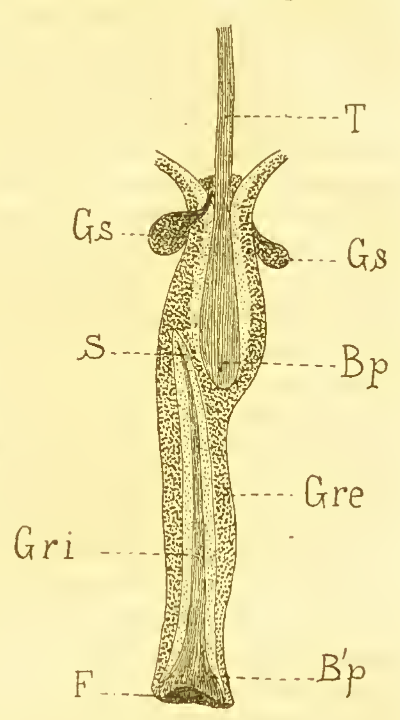


Fig. 148. — Remplacement des poils. Cils des paupières provenant d'un enfant d'un an.

T, poil destiné à tomber ; — *Gs*, *Gs*, glandes sébacées ; — *Bp*, bulbe pileux ; — *S*, sommet du jeune poil ; — *B'p*, son bulbe pileux ; — *F*, fossette pour la réception de la papille dermique ; — *Gre*, gaîne épithéliale externe du jeune poil ; — *Gri*, gaine épithéliale interne (d'après Kölliker).

Les travaux de Unna, de von Ebner, qui datent de 1876, ont établi que la gaîne épithéliale interne ne résultait pas de l'évolution épidermique des cellules de la gaîne externe, mais qu'elle provenait de la transformation des cellules

molles qui recouvrent la papille. Le poil lui-même, moelle et écorce, se forme aux dépens des mêmes cellules molles qui occupent le sommet de la papille et qui subissent une kératinisation analogue à celle des ongles. Ces cellules, à un moment donné, contiennent de l'éléidine et suivent l'évolution épidermique, des parties profondes vers les parties superficielles. Au-dessus du point d'abouchement de la glande sébacée (*Cs*), celles de la gaîne interne sont entraînées avec le sébum, au milieu des exfoliations épidermiques. Le poil, continuant de s'accroître, marche à travers l'épiderme et fait saillie à la surface.

Remplacement des poils. — A la naissance, les poils follets tombent et sont remplacés par les poils définitifs. Il se produit là un phénomène qui rappelle ce qui se passe pour les dents.

La papille des poils primitifs s'atrophie ; le bulbe du poil, qui était creux pour recevoir la papille, devient plein (*Bp*, fig. 148). Le poil tombe. Les poils de remplacement (*B'p*) peuvent se développer sur l'ancienne papille, si elle n'est pas complètement atrophiée ; le plus souvent, les follicules primitifs engendrent, par bourgeonnement de la gaine épithéliale externe (*Gre*), de nouveaux follicules d'où partent les nouveaux poils qui repoussent les anciens. De même, nous avons vu se détacher du *gubernaculum dentis* le follicule de la dent permanente.

Des remplacements de poils se produisent chez l'adulte. D'après Hasse, on pourrait même observer la formation de poils primaires, à l'âge adulte.

3° **Glandes sébacées.** — Ces glandes peuvent naître indépendantes et isolées, comme aux petites lèvres, à la peau de la verge; le plus souvent elles sont annexées aux follicules pileux (*Gs*, fig. 148).

Dans le premier cas, elles proviennent de bourgeons directs du corps muqueux. Dans le second, elles représentent des excroissances latérales du follicule pileux, bourgeons épithéliaux pleins en continuité avec la gaine épithéliale externe.

Ces bourgeons sont limités par la membrane propre de la glande qui est elle-même en continuité avec la membrane basale du derme.

Les glandes sébacées se montrent à la fin du 4e mois. Dès le 5e mois, la sécrétion a commencé en bien des régions du corps; au 6e, elle est généralisée. Les cellules centrales du bourgeon épithélial se remplissent de gouttes huileuses, se détachent et s'échappent au dehors par le canal que leur a frayé le poil à travers l'épiderme.

La configuration de ces glandes varie beaucoup : l'utricule initial émet des bourgeons secondaires qui finissent par donner des glandes en grappe d'aspect varié. Certaines glandes sébacées ne se montrent qu'après la naissance, celles des petites lèvres, par exemple.

4° **Glande mammaire.** — La glande mammaire appartient au groupe des glandes sébacées. L'époque de son apparition varie suivant le sexe. Chez la femme, elle se montre du 3e au 4e mois, sous la forme d'un bourgeon unique et volumineux formé de cellules du corps muqueux. Huss, qui a donné,

en 1873, une description restée classique du développement de la mamelle, donne le nom de *champ glandulaire* à ce bourgeon initial. Celui-ci émet des excroissances mamelonnées qui sont les rudiments des divers lobes de la glande mammaire. Le champ glandulaire se transforme ensuite et donne naissance aux conduits galactophores.

Au moment de la naissance, la glande est constituée par des canaux glandulaires, à épithélium cylindrique, se terminant par des bourgeons épithéliaux encore pleins et en nombre variable. Les canaux contiennent un liquide lactescent. Cette sécrétion lactée du nouveau-né est en rapport avec une suractivité d'accroissement dans la glande ; elle se produit par le même processus que la sécrétion sébacée.

Nous ne suivrons pas le développement post-embryonnaire ; pendant la grossesse et la lactation, les acini glandulaires prennent un développement considérable. A la ménopause, la glande s'atrophie complètement.

Le *mamelon* se produit par un soulèvement de la peau et des couches adjacentes au niveau des conduits galactophores.

3° **Glandes sudoripares.** — Ces glandes se montrent, vers le 5e mois, sous la forme d'un bourgeon épithélial plein partant du corps muqueux de Malpighi et traversant le derme. Il présente, au 6e mois, quelques sinuosités et se creuse, à son centre, d'une lumière. Au 7e mois, le bourgeon se replie, à son extrémité profonde, constituant ainsi le premier

rudiment du glomérule. A la coupe de ce tube contourné, on distingue, en allant de dehors en dedans : la membrane propre ; puis, une première couche de cellules qui forment très probablement les cellules contractiles décrites par Ranvier; enfin, la couche des cellules secrétantes. D'après ce dernier auteur, des éléments contractiles ou musculaires se développeraient donc aux dépens de l'ectoderme.

Chez le nouveau-né, les glandes sont bien formées.

CHAPITRE XVI

SYSTÈME NERVEUX

L'origine ectodermique de l'axe cérébro-spinal nous conduit naturellement à étudier le développement du système nerveux après celui du tégument externe. Les centres nerveux proviennent, en effet, d'une invagination de l'épiderme au milieu des masses mésodermiques qui fournissent les éléments conjonctifs et vasculaires.

Nous aurons à suivre successivement l'évolution embryologique : 1° de la *moelle ;* 2° de l'*encéphale ;* 3° du *système nerveux périphérique* ; 4° du *grand sympathique.*

I. MOELLE ÉPINIÈRE

Rapports et conformation extérieure. — L'apparition des *lames médullaires*, séparées des lames épidermiques par les *crêtes dorsales*, leur transformation progressive de sillon en gouttière et de gouttière en tube clos nous sont déjà connues (Voyez fig. 46, pag. 79).

Ces phénomènes sont précoces; la moelle s'allonge ensuite, par son extrémité postérieure, sous la forme d'un tube fermé.

Elle s'étend d'abord jusqu'à l'extrémité des vertèbres caudales; ensuite, elle dépasse même ces vertèbres et se met en rapport avec l'ectoderme.

A partir du 4e mois, le rachis présente un accroissement plus rapide que la moelle; celle-ci, par suite, paraît remonter peu à peu dans le canal rachidien. Au 6e mois, l'extrémité inférieure du tube médullaire correspond à l'orifice supérieur du canal sacré; au moment de la naissance, elle est en rapport avec la 3e vertèbre lombaire.

Cette ascension détermine la formation de la queue de cheval, au milieu de laquelle nous trouvons le *filum terminale*. Celui-ci représente, non pas un ligament, mais une moelle rudimentaire, avec prolongement du canal de l'épendyme.

L'ascension de la moelle dans le rachis est donc purement apparente. Tourneux et Hermann ont appelé l'attention sur ce sujet (1). Ils ont montré que la moelle dépasse, au début, les vertèbres coccygiennes, qu'elle se pelotonne et se recourbe même entre la face dorsale de ces vertèbres et la peau. La portion de la moelle contenue dans le canal rachidien remonte ensuite et se termine, vers le 4e mois, au niveau de la 2e vertèbre sacrée; mais, à ce moment, elle est encore réunie par une traînée épithéliale à l'extrémité inférieure recourbée de la moelle coccygienne. La traînée épithéliale disparaît, au début du 5e mois, tandis que les *vestiges coccygiens* de la moelle épinière persistent; ils pourront

(1) *Société de biologie*, séance du 31 janvier 1885.

être retrouvés, après la naissance, dans la couche superficielle du pannicule adipeux sous-cutané de la région coccygienne. D'après les auteurs cités, ces restes sont l'origine probable de certaines tumeurs mixtes contenant des épithéliums divers, des nodules cartilagineux, etc., classées parmi les *tératomes*.

Les renflements cervical et lombaire sont ébauchés au 2e mois et très nets au troisième.

Le renflement lombaire présente, chez les oiseaux, le *sinus rhomboïdal* (*Sr*, fig. 152), au niveau duquel le canal de l'épendyme serait ouvert par écartement des cordons postérieurs. Stilling a avancé que le canal de l'épendyme s'ouvrait chez l'homme, dans le sillon longitudinal postérieur, au niveau de la région lombaire; mais cette déhiscence du canal ne se produit pas.

Mathias Duval a d'ailleurs établi (1), dès 1877, que ce prétendu sinus n'a pas la signification qu'on lui prête habituellement. La gouttière nerveuse se ferme dans toute son étendue dès les premières époques de la vie embryonnaire. Au niveau du renflement lombo-sacré, l'espace qui sépare les cornes postérieures est occupé par une masse de tissu gélatineux réticulé, à cellules vésiculeuses. Le canal de l'épendyme est creusé au milieu même de ce tissu qui provient d'une différenciation spéciale des cellules ectodermiques formant les parois du tube médullaire.

(1) Mémoire sur le sinus rhomboïdal de l'oiseau.

Conformation intérieure. — Sur une coupe transversale de la moelle d'un embryon d'un mois (fig. 149), le canal central, de forme losangique, est limité par des cellules épithéliales hautes (*E*) disposées en plusieurs assises.

Autour d'elles, se montrent des groupes de cellules

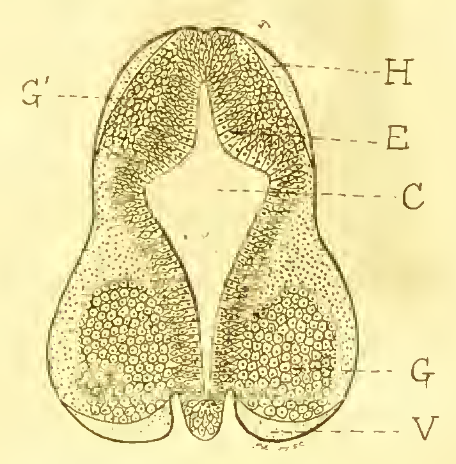


Fig. 149. — Coupe transversale de la partie cervicale de la moelle épinière d'un embryon humain d'un mois.

C, canal de l'épendyme; — *E*, son revêtement épithélial; — *G*, substance grise antérieure; — *G'*, substance grise postérieure; — *V*, cordon antérieur; — *H*, cordon postérieur (d'après Kölliker).

plus petites arrondies (*G*,*G'*), qui forment la *substance grise embryonnaire*. Ces cellules, disposées en couche mince à la région postérieure (*G'*), en une couche beaucoup plus épaisse à la région antérieure (*G*) représentent les premiers rudiments des cornes de la

moelle. Les racines antérieures sont visibles avant les postérieures. Les cordons antérieurs (*V*) et pos-

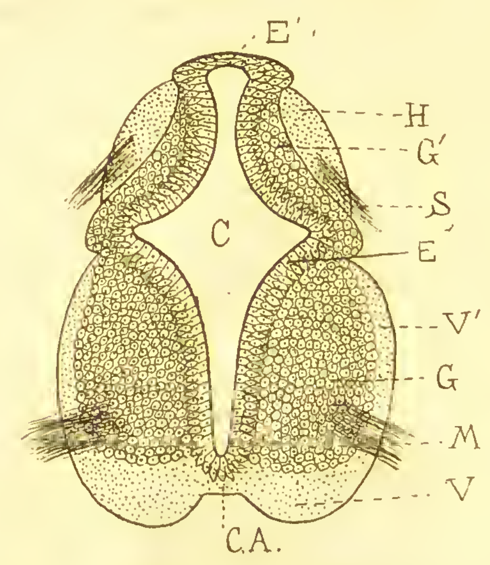


Fig. 150. — Coupe transversale de la moelle épinière d'un embryon humain d'un mois et demi.

C, canal central; — *E*, son revêtement épithélial; — *G*, substance grise antérieure; — *M*, racine antérieure; — *V*, cordon antérieur; — *G'*, substance grise postérieure; — *S*, racine postérieure; — *H*, cordon postérieur; — *CA*, commissure antérieure; — *E'*, revêtement épendymaire aminci et à découvert sur la ligne médiane postérieure (d'après Kölliker).

térieurs (*H*), déjà ébauchés, présentent de fines ponctuations.

Sur la moelle d'un embryon d'un mois et demi (fig. 150), la commissure antérieure (*CA*) est formée; sur la ligne médiane postérieure, l'épen-

dyme (E') est encore à découvert. La substance grise antérieure (G) s'est réunie à la substance grise postérieure (G'); elle finira par envelopper le canal central. Les cordons postérieurs (H) sont grêles, tandis que les antérieurs (V), plus forts, se prolongent en arrière sous la forme d'une mince bordure, première ébauche des cordons latéraux (V').

Dès lors, l'accroissement de la substance blanche et de la substance grise s'accentue et détermine une diminution progressive du canal central. Les cordons postérieurs prennent un développement prépondérant; aussi le canal se rétrécit-il d'arrière en avant. Au 3e mois, il est au milieu de la moelle et la commissure grise postérieure le sépare des cordons postérieurs.

A 2 mois et demi, les cordons médullaires entourent complètement la substance grise. Les cordons cunéiformes de Goll (*Cc*, fig. 151) font une saillie nette à la partie postérieure.

Les travaux de Pierret, Parrot, Flechsig ont établi que les faisceaux pyramidaux croisés et directs se développaient plus tardivement que les autres groupes de fibres et de haut en bas. L'embryologie permet ainsi de concevoir la moelle comme formée de faisceaux indépendants, ce que la pathologie et la physiologie ont établi.

Structure. — Le développement des éléments histologiques de la moelle a été bien décrit par Vignal (1).

(1) *Archives de Physiologie*, 1884.

Les cellules épithéliales de l'épendyme (*E*) sont d'abord de longues cellules qui, par leur extrémité

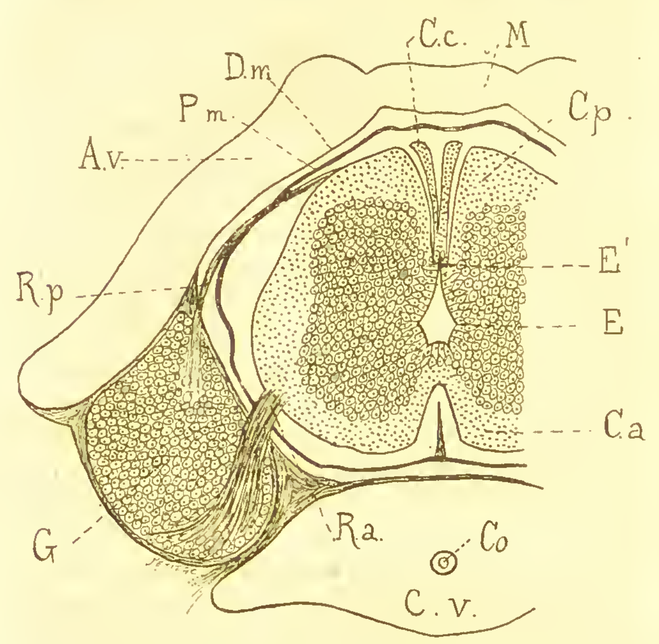


Fig. 151. — Coupe transversale d'une vertèbre cervicale et de la moelle d'un embryon humain de neuf a dix semaines.

Av, arc vertébral cartilagineux; — *Cv*, corps de la vertèbre; — *Co*, restes de la corde dorsale; — *M*, restes de la *membrana reuniens superior*: — *Dm*, dure-mère; — *Pm*, pie-mère; — *E*, revêtement épithélial du canal épendymaire; — *E'*, partie postérieure du canal en voie d'oblitération: — *Ca*, cordon antérieur; — *Cp*, cordon postérieur; — *Cc*, cordon cunéiforme de Goll; — *Ra*, racine antérieure; — *Rp*, racine postérieure; — *G*, ganglion spinal (d'après Kölliker).

profonde, émettent des prolongements très grêles traversant toute la moelle sous le nom de *fibres*

radiaires. Au 7e mois, elles sont plus courtes et à cils vibratiles dans la région supérieure du canal. Au 8e mois, il n'y a plus que des cellules courtes. Elles s'aplatiront, chez l'adulte, pour ne former qu'un épithélium de revêtement.

Les cellules de la substance grise embryonnaire dérivent de ce neuro-épithélium. Elles se transforment en cellules nerveuses et en cellules de la névroglie.

Les *cellules nerveuses* de la substance grise apparaissent, du 2e au 3e mois, dans la corne antérieure. A trois mois et demi, on peut distinguer le prolongement de Deiters. Les cellules de la *colonne de Clarke* se montrent au 4e mois; enfin, celles des cornes postérieures paraissent vers 5 mois et demi.

A la naissance, les cellules nerveuses sont semblables à celles de l'adulte; elles ne s'en distinguent que par leur moindre volume et l'absence de granulations pigmentaires.

Les *fibres de la substance blanche* proviennent de prolongements émis par les cellules nerveuses de la substance grise. La myéline se dépose autour des cylindres axes. Il n'y a pas de gaîne de Schwann.

Au milieu de ces éléments essentiels de la moelle, se trouve la *névroglie*, qu'il ne faut pas confondre avec la trame conjonctive émanée de la pie-mère. Elle est formée de cellules étoilées, rondes ou polyédriques, d'où paraissent partir de nombreux prolongements. Les travaux de Renaut, Ranvier, Vignal ont montré que ces cellules proviennent des cellules de la substance grise embryonnaire qui ont subi une

différenciation spéciale. La névroglie est donc de nature ectodermique. Ses cellules commencent à se montrer, vers 3 mois et demi, sous la forme de masses granuleuses avec excroissances.

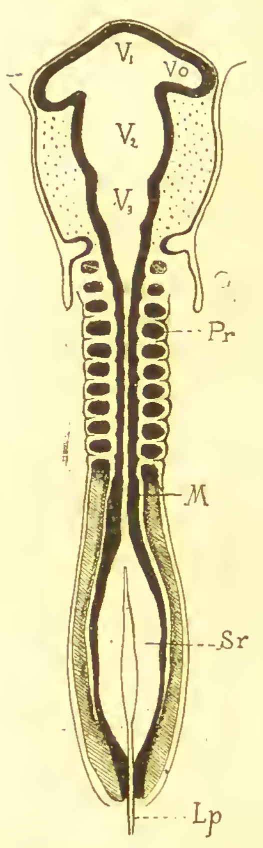


Fig. 152. — Embryon de poulet de trente-six heures vu en surface.

Les *vaisseaux* viennent du dehors et pénètrent dans la moelle, vers la 6ᵉ semaine.

Enveloppes. — Les membranes enveloppantes naissent des masses protovertébrales mésodermiques. A la 6ᵉ semaine, la pie-mère et la dure-mère sont distinctes.

II. ENCÉPHALE

1° VÉSICULES CÉRÉBRALES.

L'extrémité antérieure de la gouttière médullaire donne naissance à la masse encéphalique.

Dès la 4ᵉ semaine, et avant même que la gouttière soit transformée en tube, deux étranglements la divisent en trois segments ou *vésicules*

Pr, protovertèbres; — *M*, canal médullaire; — *Sr*, sinus rhomboïdal; — *Lp*, restes de la ligne primitive; — V_1, V_2, V_3, vésicules cérébrales; — *Vo*, vésicule optique (demi-schém. d'après nature).

cérébrales primaires (fig. 152 et 153) qui prennent, en allant, d'avant en arrière, les noms de *vésicule cérébrale antérieure* (V_1), *vésicule cérébrale moyenne* (V_2), *vésicule cérébrale postérieure* (V_3).

La vésicule cérébrale antérieure émet, de chaque côté, un diverticule volumineux, la *vésicule optique primitive* (*Vo*, fig. 152).

Le stade à trois vésicules est très court; à la 6e semaine, on compte cinq vésicules dites *secondaires*.

La *vésicule cérébrale antérieure* s'est subdivisée en deux segments : l'un, placé en avant, qui devient la *vésicule de l'hémisphère* (*HC*, fig. 154) ou *cerveau antérieur;* l'autre, situé en arrière du premier et formant le *cerveau intermédiaire* (*CO*).

La *vésicule cérébrale moyenne* (*TQ*) ne s'est pas segmentée.

La *vésicule cérébrale postérieure* se divise, par un nouvel étranglement, en un renflement antérieur ou *cerveau postérieur* (*C*), un renflement postérieur ou *arrière-cerveau* (*B*).

Flexions des vésicules. — Le tube cérébral est d'abord rectiligne. Il ne persiste pas longtemps dans cet état. Dès la 7e semaine, il commence à s'infléchir. Sur un embryon du 2e mois, il est aisé de constater les courbures qui se sont produites (fig. 155). En allant d'arrière en avant, une première courbure se présente au point où la moelle se continue avec l'arrière-cerveau, c'est la *courbure nuquale* (*n*).

Une deuxième courbure, plus notable, la *courbure du pont* (*p*), siège au point d'union de l'arrière-

cerveau (*N*) avec le cerveau postérieur (*H*). Enfin, la

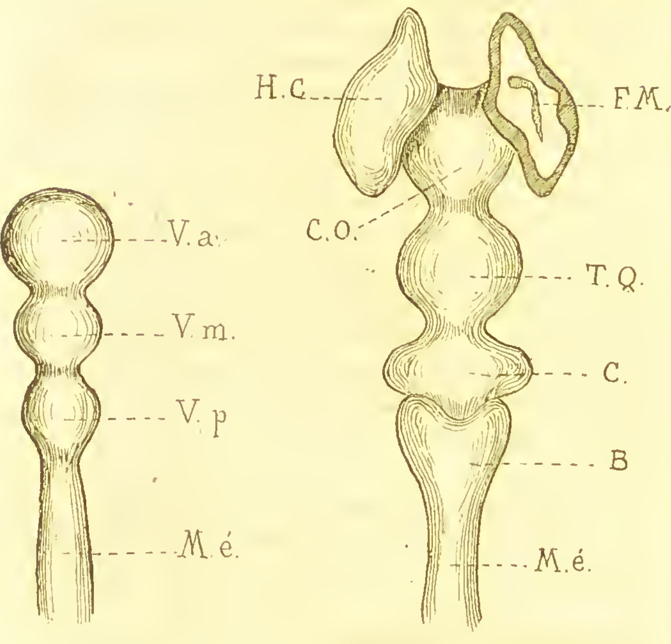


Fig. 153. — Les trois vésicules cérébrales primaires.

Va, vésicule antérieure; — *Vm*, vésicule moyenne; — *Vp*, vésicule postérieure; — *Mé*, moelle épinière.

Fig. 154. — Les cinq vésicules cérébrales secondaires, a la septième semaine, chez l'embryon humain.

HC, cerveau antérieur ou vésicule des hémisphères, ouverte du côté droit; — *FM*, fente de Monro; — *CO*, cerveau intermédiaire (vésicule des couches optiques); — *TQ*, cerveau moyen (vésicule des tubercules quadrijumeaux); — *C*, cerveau postérieur (vésicule du cervelet); — *B*, arrière-cerveau (vésicule du bulbe); — *Mé*, moelle épinière (d'après Mathias Duval).

flexion du vertex ou courbure *apicale* (*a*) se remarque

sur la ligne de jonction du cerveau moyen (*M*) avec le cerveau intermédiaire (*I*).

Le cerveau intermédiaire et le cerveau antérieur

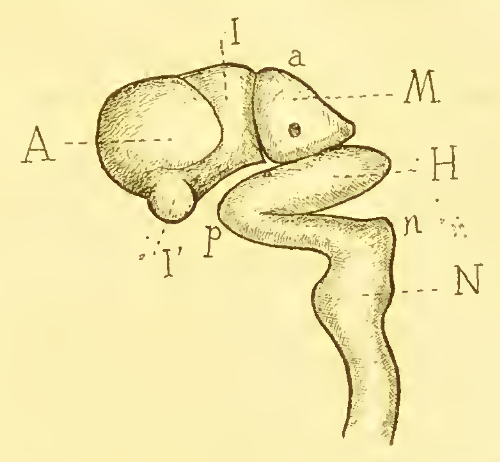


Fig. 155. — Système nerveux central d'un embryon humain de sept semaines. Flexions des vésicules.

A, cerveau antérieur ; — *I*, cerveau intermédiaire ; — *I'*, extrémité antéro-inférieure de ce cerveau intermédiaire, point où sera le *tuber cinereum* ; — *M*, cerveau moyen ; — *H*, cerveau postérieur ; — *N*, arrière-cerveau ; — *n*, courbure nuquale ; — *p*, courbure pontique ; — *a*, courbure apicale (d'après une figure de Kölliker agrandie et schématisée).

font un angle presque droit avec le cerveau moyen et le cerveau postérieur.

La forme définitive de l'encéphale se trouve ainsi ébauchée.

Il reste à suivre les transformations ultérieures de chacune des vésicules cérébrales. Pour aller du

simple au composé, nous suivrons les vésicules d'arrière en avant.

A. Arrière-cerveau ou 5e vésicule cérébrale

L'arrière-cerveau (*N*) se transforme en *bulbe rachidien* par un processus que Mathias Duval a bien suivi (1).

Les parois antéro-latérales du canal de l'épendyme prennent, dans cette région, un épaississement considérable ; la cavité du canal s'élargit et devient une excavation rhomboïdale qui sera le 4e ventricule. La distension du canal a pour conséquence un amincissement considérable de la paroi postéro-supérieure qui persiste, sous la forme d'une mince lamelle nerveuse blanche, et peut même être réduite à l'épithélium épendymaire. Cet épithélium tapisse la face profonde de la pie-mère et des plexus choroïdes ; il constitue les *valvules de Tarin* et le *voile médullaire*. La pie-mère invaginée se convertit en un plexus vasculaire qui sera, toute la vie, tapissé par l'épithélium épendymaire. La 4e vésicule est donc close à toute époque chez l'embryon ; elle l'est aussi chez l'adulte, car le *trou de Magendie* représente une production accidentelle, comme les ouvertures fenêtrées de l'épiploon ou des lames mésentériques (Mathias Duval) (2). Il ressort de cette description qu'il n'y a pas de déhiscence du canal de l'épendyme au

(1) Morel et Duval, *Manuel de l'Anatomiste*, p. 743.
(2) La corne d'Ammon, *Arch. de Neurologie*, 1881-82, p. 49.

niveau du bulbe. Le canal s'élargit, mais sa paroi épithéliale ne perd rien de sa continuité.

Au 3e mois, les *olives* sont très rapprochées l'une de l'autre; vers le 6e mois, elles sont rejetées sur les côtés par les *pyramides* qui s'accentuent à cette époque. Les *corps restiformes* sont visibles au 4e mois.

B. Cerveau postérieur ou 4e vésicule cérébrale

Cette vésicule forme le *cervelet*, la *protubérance*, la *valvule de Vieussens*, les *pédoncules cérébelleux moyens* et les *pédoncules cérébelleux supérieurs*.

A son niveau, la pie-mère semble s'enfoncer dans la cavité épendymaire. En réalité, elle ne fait que déprimer la paroi postérieure dans laquelle elle s'invagine. Il se forme ainsi un repli (entre *N* et *H*) dont la lame antérieure se continue avec la face inféro-postérieure du cervelet (*H*), tandis que la lame postérieure se rattache à la paroi postérieure du bulbe (*N*). En avant de la vésicule cérébelleuse, se forme, entre H et M, un repli, semblable au précédent, dont la lame postérieure se continue avec la partie antérieure du cervelet, tandis que la lame antérieure forme la *valvule de Vieussens*.

Le *cervelet* est distinct au 2e mois; au 3e mois, il est encore dépourvu de circonvolutions. Les premiers sillons paraissent vers cette époque. Au 4e mois, les parties latérales prennent un développement plus considérable. Les tonsilles se montrent au cinquième.

Les circonvolutions et les sillons paraissent d'a-

bord sur le vermis et de là gagnent les hémisphères.

Les circonvolutions de la face supérieure du cervelet précèdent, dans leur développement, celles de la face inférieure.

La *protubérance* se reconnaît, au 3e mois, sous la forme de fines stries transversales, au point d'union de l'arrière-cerveau avec le cerveau postérieur. Elle prend vite sa configuration définitive.

C. Cerveau moyen ou 3e vésicule cérébrale

Le cerveau moyen (*M*, fig. 155) est la portion du cerveau embryonnaire qui se modifie le moins. Le processus de développement consiste essentiellement en un épaississement considérable des parois, avec une réduction consécutive du calibre du canal épendymaire qui devient, à ce niveau, l'*aqueduc de Sylvius*. Les parois épaissies donnent : les *tubercules quadrijumeaux*, qui sont bien délimités au 7e mois, les *pédoncules cérébraux* et les *corps géniculés* déjà volumineux au 5e mois.

L'*espace perforé postérieur* dépend aussi de cette vésicule.

D. Cerveau intermédiaire ou 2e vésicule cérébrale

Cette vésicule est encore appelée *vésicule des couches optiques* (I, fig. 155), à cause de sa destination qui est de former les *couches optiques* et les divers organes complétant, avec celles-ci, les parois du 3e *ventricule* : les *corps mamillaires*, le *tuber cinereum* ou *infundibulum*, le *chiasma des nerfs optiques*, la *commissure postérieure* et la *glande pinéale*.

Le cerveau intermédiaire n'est d'abord qu'une vésicule à parois minces (*VO*, fig. 157), dont la voûte se continue en arrière avec les tubercules quadrijumeaux, en avant et sur les côtés avec les vésicules des hémisphères (*VH*).

Ses parois latérales (*Pl*) ne tardent pas à s'épaissir et à réduire ainsi la cavité centrale à une fente qui sera le ventricule moyen, tandis que les régions épaissies des parois formeront les couches optiques (fig. 158).

La paroi supérieure (*Ps*, fig. 157) s'amincit au contraire et se réduit à une mince lame nerveuse qui tapisse la face inférieure d'un prolongement de la pie-mère (*mv*), la *toile choroïdienne*. En un point de cette paroi supérieure, se forme, de bonne heure, un petit diverticule dirigé en arrière, premier rudiment de la *glande pinéale* (*Gp*, fig. 156).

La base ou plancher (*Pi*, fig. 157 et 158) est constituée par la région de l'*infundibulum* : deux dépressions latérales conduisent dans les vésicules optiques (*Vo*, fig. 152), une dépression moyenne se prolonge par la *tige du corps pituitaire* (*I'*, fig. 155) jusqu'à l'*hypophyse*.

L'histoire de ce dernier organe nous est déjà en partie connue ; en étudiant le tube digestif, nous avons fait observer que son lobe antérieur provient d'une invagination de la muqueuse buccale (*Hy*, fig. 156), tandis que le lobe postérieur, plus petit, naît, par un bourgeon creux, de la région de l'*infundibulum*. La structure du lobe postérieur est d'abord identique à celle de la vésicule cérébrale et

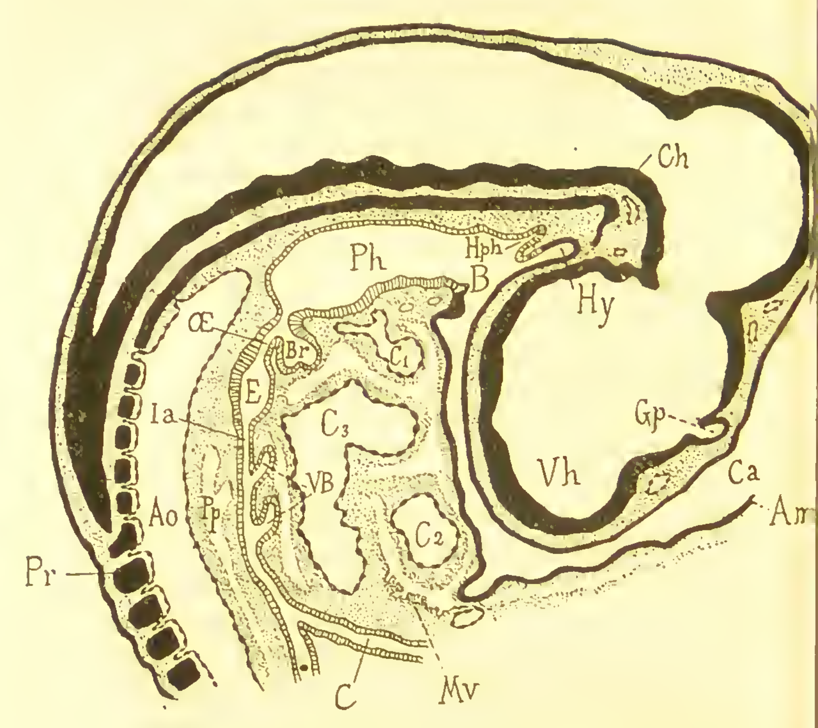


FIG. 156. — COUPE LONGITUDINALE D'UN EMBRYON DE POULET DU TROISIÈME AU QUATRIÈME JOUR (demi-schématique d'après nos préparations et les dessins de Mathias Duval, *Atlas*).

Pr, protovertèbres ; — *Ch*, notocorde ; — *Ao*, aorte ; — *Am*, paroi amniotique : — *Ca*, cul-de-sac céphalique de l'amnios ; — *Vh*, vésicule hémisphérique ; — *Gp*, glande pinéale ; — *Hy*, hypophyse ; — *Hph*, poche de Seessel : — *B*, fosse buccale communiquant avec le pharynx ; — *Ph*, pharynx ; — *Œ*, œsophage ; — *Br*, bourgeon pulmonaire ; — *E*, estomac ; — *Ia*, intestin ; — *VB*, bourgeons entodermiques, premiers rudiments des voies biliaires ; — C_1, bulbe aortique ; — C_2, ventricule du cœur ; — C_3, oreillette ; — *MV*, masses mésodermiques en rapport avec la formation du foie et du diaphragme ; — *C*, canal omphalo-vitellin.

Kölliker y a décrit des faisceaux longitudinaux de fibres nerveuses venant du plancher du cerveau intermédiaire. Ces éléments se détruisent bientôt ou sont remplacés par des cellules indifférentes, tandis que de nombreux vaisseaux et du tissu conjonctif envahissent l'organe qui perd toute trace de sa cavité primitive. Les fonctions et la signification de l'hypophyse ne sont pas connues.

Il en a été de même pour la *glande pinéale* jusqu'à ces derniers temps. Celle-ci, au début, est un diverticule creux (*Gp*, fig. 156) d'où partent des bourgeons entre lesquels s'insinue la pie-mère ; leur lumière s'oblitère et, en définitive, on trouve des îlots cellulaires d'origine épithéliale plongés dans de la substance conjonctive riche en vaisseaux.

Descartes avait eu la singulière idée de localiser l'âme dans cet organe. Les récentes recherches de Rabl-Rückhardt, d'Ahlborn, et de Baldwin Spencer (1886) (1), ont montré que, chez certains reptiles, l'*Hatteria punctata*, par exemple, la glande pinéale est un troisième œil impair. Elle se présente comme une vésicule pédiculée : la portion périphérique de la paroi vésiculaire offre un épaississement de cellules qui constitue un véritable cristallin ; le reste de la membrane a une structure qui rappelle celle de la rétine. Une capsule fibreuse enveloppe le tout et le pariétal est creusé d'une excavation et même d'un trou pour loger l'organe.

Chez les vertébrés supérieurs et chez l'homme, la

(1) *Quarterly Journal of microscopical Science.*

glande pinéale a une structure bien plus élémentaire : le pédicule s'est dissocié pour former les pédoncules ; la cavité est comblée par des cellules épithéliales ; c'est un organe rudimentaire représentant le troisième œil impair des vertébrés inférieurs.

E. Cerveau antérieur ou vésicule des hémisphères

Le cerveau antérieur donne : les *hémisphères cérébraux*, le *corps calleux*, le *trigone*, le *septum lucidum*, la *commissure antérieure*, le *corps strié*, le *lobe olfactif* et l'*espace perforé antérieur*.

A l'origine, la vésicule cérébrale primaire est, pour ainsi dire, réduite à ses deux divercules latéraux, les vésicules optiques (fig. 152). La portion moyenne, à peine reconnaissable d'abord comme formation distincte, constitue ensuite, par son développement ultérieur, le cerveau intermédiaire et le cerveau antérieur ; ce dernier repousse les vésicules optiques sur les côtés et au-dessous.

Si cette portion moyenne subit un arrêt de développement, les deux vésicules optiques seront plus ou moins rapprochées ou en contact, d'où les diverses variétés de cyclopie (1).

Le cerveau antérieur (*H C*, fig. 154, et *A*, fig. 155) représente, dès sa première apparition, deux excroissances latérales du cerveau intermédiaire dont

(1) Gilis. Cyclopie et otocéphalie, *Gaz. hebd. des sc. méd.* Montpellier, 1888.

elles sont séparées par un sillon transversal, tandis qu'un sillon antéro-postérieur les divise en deux moitiés symétriques qui sont les hémisphères (*VH*, fig. 157). Ceux-ci prennent un accroissement rapide et, dans leur expansion, se portent d'avant en arrière, recouvrant peu à peu les autres vésicules cérébrales. Dès le second mois, les hémisphères s'étendent sur la partie antérieure du cerveau intermédiaire. Au 3e mois, les couches optiques sont complètement cachées. Les tubercules quadrijumeaux sont recouverts au 5e mois. Enfin, au 6e mois, les hémisphères débordent même sur le cervelet.

Modifications intérieures. — Pendant que le volume augmente, les parois hémisphériques tendent à acquérir leur constitution définitive. Les transformations qu'elles subissent ont été étudiées par Mathias Duval dans son mémoire sur la *Corne d'Ammon* et leur description en est devenue facile avec les figures schématiques que cet auteur a données dans son *Manuel de l'anatomiste*.

Si l'on pratique la coupe horizontale d'une des vésicules hémisphériques (fig. 154), vers la 7e semaine, on observe une disposition très simple : la cavité de la vésicule hémisphérique, ventricule latéral primitif, communique avec la cavité du cerveau intermédiaire par une fente étendue d'arrière en avant et désignée sous le nom de *fente de Monro* (*FM*).

Une coupe transversale du même cerveau (fig. 157) fait encore mieux ressortir les rapports de la cavité des couches optiques avec celles des hémisphères.

La pie-mère (*mv*) s'est engagée entre les parois internes des deux hémisphères, constituant la *faux primitive du cerveau.* Les parois des hémisphères

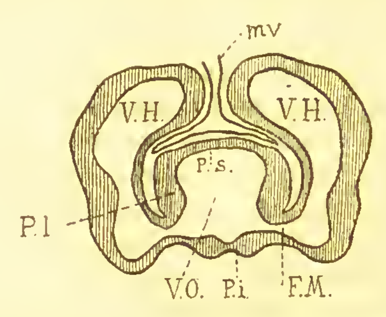


Fig. 157. — Section des vésicules des hémisphères et de la vésicule des couches optiques, vers la septième semaine.

VH, cavité des vésicules hémisphériques ; — *VO*, cavité de la vésicule des couches optiques ; — *FM*, fente de Monro ; — *Pi*, paroi inférieure de la vésicule des couches optiques ; — *Pl*, paroi latérale ; — *Ps*, paroi supérieure de la même vésicule ; — *mv*, faux primitive du cerveau (d'après Morel et Duval).

sont déjà épaissies, sauf dans les régions voisines de la fente de Monro (*FM*).

Sur la coupe suivante (fig. 158) faite sur un cerveau du 3e mois, la lèvre inférieure (*Pi*) de la fente de Monro (*FM*) s'est accolée à la lèvre supérieure (*Pl*) : leur soudure sera bientôt intime et la fente s'oblitère d'arrière en avant. La portion la plus antérieure de la fente persistera seule et sera le *trou de Monro* du cerveau adulte.

Les parois externes des hémisphères s'épaississent de plus en plus. En deux régions (*Cr* et *P*), les parois plus minces sont refoulées par la pie-mère, qui

s'enfonce dans les cavités hémisphériques, pour former les *plexus choroïdes*. La pénétration de la pie-mère se produit, à la face interne et supérieure des hémisphères, dans les parties voisines des couches

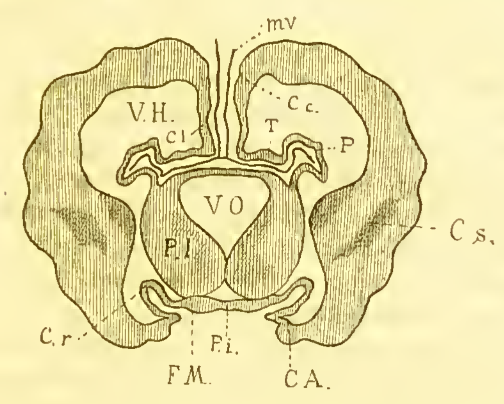


FIG. 158. — COUPE DU CERVEAU D'UN EMBRYON AU TROISIÈME MOIS.

VH, cavité des vésicules hémisphériques ; — *VO*, cavité de la vésicule des couches optiques ; — *Pl*, parois latérales ; — *Pi*, paroi inférieure de la même vésicule ; — *FM*, fente de Monro, en voie d'oblitération ; — *mv*, faux primitive du cerveau ; — *Cr*, portion refoulée de la paroi vésiculaire à la partie interne de la future corne sphénoïdale ; — *P*, portion de la paroi cérébrale refoulée par la pie-mère ; — *CA*, endroit où se formera la corne d'Ammon ; — *T*, épaississement donnant naissance au trigone ; — *Cc*, région épaissie où se formera le corps calleux ; — *Cl*, portion de la paroi cérébrale située entre le corps calleux et le trigone, future paroi du *septum lucidum* ; — *Cs*, corps strié (d'après Morel et Duval).

optiques (*P*) et, à la face inférieure (*Cr*), suivant une ligne courbe qui sera la *fente cérébrale de Bichat*. Mais, dans ces deux régions, la pie-mère se coiffe des parois cérébrales amincies et ne les perfore pas. Les plexus choroïdes font hernie dans la cavité cé-

rébrale, toujours revêtus d'une mince lamelle nerveuse, si bien que la cavité est intacte : la fente de Bichat ne mérite pas le nom de fente; elle n'est qu'une ligne d'invagination. Sur la paroi externe de cette fente (*C A*), l'écorce cérébrale refoulée présente une formation spéciale, assimilable à une circonvolution cérébrale, que nous appellerons, avec Mathias Duval, *circonvolution godronnée*; elle comprend le *corps bordant* et le *corps godronné* des auteurs. Cette circonvolution est séparée de la circonvolution de l'hippocampe, ou 2e circonvolution temporo-occipitale, par un sillon qui se traduit, à l'intérieur du ventricule latéral, par une saillie blanche, la *corne d'Ammon*.

Les invaginations de la pie-mère et l'épaississement des parois cérébrales modifient profondément l'aspect des coupes du cerveau antérieur. En une région de la paroi externe, un épaississement particulier se dessine sous la forme d'un gros tubercule qui fait saillie dans la cavité hémisphérique (*Cs*, fig. 158). Ce tubercule est le *corps strié:* il se dirige vers la couche optique (*Pl*) avec laquelle il ne tarde pas à se souder (fig. 159); entre les deux, paraîtront plus tard les fibres blanches de la *capsule interne*. Par son origine, le corps strié appartient donc à l'écorce cérébrale dont on peut le considérer comme le ganglion.

Le développement du corps strié diminue considérablement la cavité hémisphérique; sur une coupe transversale (fig. 159), elle paraît divisée en deux étages, dont l'inférieur (*VH'*), qui est la *corne sphé-*

noïdale du ventricule latéral, se continue avec l'étage supérieur (*VH*), en contournant la zone d'adhérence du corps strié et de la couche optique.

Les transformations complémentaires des hémi-

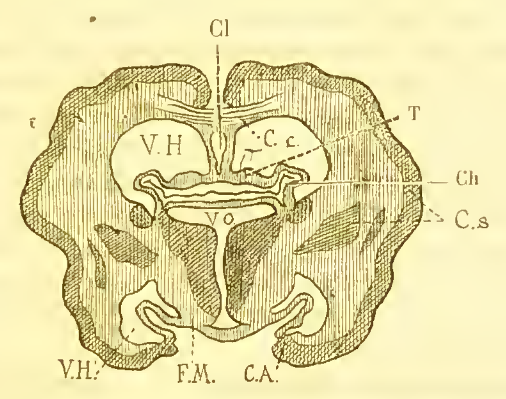


Fig. 159. — Coupe transversale du cerveau d'un embryon humain au quatrième mois.

VH, portion supérieure de la cavité hémisphérique; — *VH'*, portion inférieure ou corne sphénoïdale; — *VO*, troisième ventricule; — *FM*, fente de Monro oblitérée; — *CA*, corne d'Ammon; — *Cc*, corps calleux; — *Cl*, cloison transparente; — *T*, trigone, au-dessous se voit la toile choroïdienne *Ch*; — *Cs*, corps strié (d'après Morel et Duval).

sphères se comprennent par la comparaison des deux figures 158 et 159.

Les parois qui limitent la scissure interhémisphérique arrivent presque au contact. En un point de chacune de ces parois, se produit un épaississement longitudinal (*T*) qui prend la forme d'une bandelette allongée d'arriére en avant. Les deux bandelettes soudées constituent le *trigone* ou *voûte à trois piliers*. Au-dessous de lui, isolée de la

faux primitive qui lui a donné naissance, se voit une portion de pie-mère qui sera la *toile choroïdienne* (*Ch*).

Un peu au-dessus du trigone, chaque paroi présente un second épaississement (*Cc*) qui, en se soudant avec son correspondant de l'autre côté, forme le corps calleux. Entre le trigone (*T*) et le corps calleux (*Cc*), persiste une petite zone (*Cl*), au niveau de laquelle les parois hémisphériques, restées minces, se mettent presque en contact et constituent ainsi le *septum lucidum* (*Cl*); l'espace compris entre les deux parois adossées sera le *ventricule de la cloison* ou *cinquième ventricule*, qui diffère essentiellement des autres ventricules en ce qu'il ne provient pas de la cavité épendymaire.

Modifications extérieures. — Circonvolutions. — Le cerveau adulte est divisé, par les anatomistes, en lobes subdivisés en circonvolutions. Kölliker fait, avec raison, remarquer que cette lobulation du cerveau est artificielle et que seul le *lobe olfactif*, diverticule creux de la corne antérieure du ventricule latéral, mérite bien le nom de lobe. Cette observation faite, nous garderons la dénomination de lobes pour désigner les diverses régions du cerveau.

Jusqu'au 3e mois, le cerveau humain est lisse. A cette époque, la formation du *corps strié* se traduit à la surface par une dépression, la *fosse de Sylvius;* en même temps, la vésicule hémisphérique se plisse et offre des *circonvolutions* et des *sillons* dits *primitifs*. Certains de ces sillons primitifs persiste-

ront; de ce nombre sont : la *fosse de Sylvius*, la *scissure perpendiculaire interne*, la *scissure calcarine;* mais, ils disparaissent pour la plupart et, vers le 6e mois, la surface cérébrale est redevenue lisse.

Les sillons primitifs persistants délimitent les *lobes cérébraux.* Sur ces lobes, vont apparaître les *sillons* et *circonvolutions secondaires.*

Leur ordre d'apparition a été suivi et décrit avec soin par Ecker (1868), Mihalkovics (1877), Kölliker. Nous nous bornerons à signaler l'ordre d'apparition des principaux sillons.

Du 5e au 6e mois, se dessinent la *scissure de Rolando*, puis la *scissure parallèle frontale*, la *scissure frontale inférieure*, la *scissure interpariétale.*

Au 6e mois, le *sillon calloso-marginal*, la *scissure temporale parallèle* ou *temporale supérieure* deviennent visibles. La fosse de Sylvius s'est resserrée en une fente étroite émettant ses deux branches.

Au 7e mois, les circonvolutions et les sillons existent dans leurs traits essentiels.

Au 9e mois, les scissures et circonvolutions principales sont nettes. Les sillons et plis secondaires manquent encore.

Chez le nouveau-né, beaucoup de circonvolutions accessoires sont formées. D'après Kölliker, certains cerveaux d'adultes ne sont pas plus riches en circonvolutions que certains cerveaux de nouveau-nés. Il y a d'ailleurs de grandes variations individuelles.

Les causes mécaniques de la formation des circonvolutions sont des plus obscures. Il est probable

que le plissement du cerveau est dû à un excès de croissance de la masse encéphalique par rapport aux parois crâniennes.

Ce qui est mieux établi, c'est que le cerveau de l'homme, pendant son développement embryonnaire, reproduit les dispositions permanentes du cerveau d'animaux inférieurs. Richard Wagner, dès 1862, a reconnu une analogie évidente entre la série successive des phases embryonnaires du cerveau de l'homme, et les divers degrés de développement cérébral des singes les plus inférieurs jusqu'aux singes anthropomorphes. Ici encore l'ontogénie reproduit la phylogénie.

2° HISTOGÉNÈSE

Les parois cérébrales offrent d'abord le même aspect que les parois de la moelle, c'est-à-dire l'aspect d'un épithélium stratifié.

Les cellules les plus internes conserveront leur disposition épithéliale et formeront le revêtement de l'épendyme.

Les cellules externes se différencient en cellules plus petites, plus sphériques et représentent le premier rudiment de la *substance grise*. Celle-ci se montre d'abord dans la région de l'arrière-cerveau et du cerveau postérieur ; de là, elle s'étend à la base du cerveau moyen, à la couche optique, au corps strié et, en dernier lieu, aux parties latérales et supérieures du cerveau. Les cellules nerveuses ne paraissent que vers 5 mois et demi, environ trois mois et

demi après l'apparition des cellules de la moelle (Vignal).

La *substance blanche*, formée de fibrilles fines, prolongements des cellules nerveuses, fait sa première apparition dans la région du pédoncule cérébral et, de là, gagne les parties antérieures.

Dans les parois convexes des hémisphères, les cellules se différencient en une couche interne épithéliale, une couche externe épaissie et à cellules sphériques : les fibres pédonculaires s'insinuent entre les deux assises.

Ces fibrilles se revêtent plus tard de myéline; Flechsig a établi que toutes les fibres d'un même faisceau conducteur s'enveloppent de myéline en même temps et à une époque déterminée. Les fibres des faisceaux sensitifs sont les premières à se couvrir de myéline; puis ce sont les fibres motrices, celles des membres avant celles de la face. A la naissance, les fibres du faisceau pyramidal possèdent les gaines de myéline, depuis le cerveau jusqu'au bulbe; leur constitution s'achève plus tard dans la moelle. Les fibres propres des hémisphères (système d'association) ne s'enveloppent de myéline qu'après la naissance : le centre ovale du lobe occipital (centre des nerfs optiques) possède les gaînes de myéline, au bout du premier mois; le lobe frontal, qui est de tout le cerveau, la partie la plus élevée, la plus humaine, les présente du 5e au 9e mois (Parrot).

Pour la *névroglie*, nous renvoyons à ce qui a été dit à propos de la moelle.

Les *vaisseaux* font d'abord complètement défaut et viennent ensuite du dehors.

3° ENVELOPPES CÉRÉBRALES

Les méninges céphaliques dérivent des lames mésodermiques qui forment la capsule crânienne, avec laquelle elles sont d'abord confondues.

Avant l'apparition du cartilage de la base du crâne, la couche interne de la capsule se différencie sous forme d'une lame molle, gélatiniforme, très vasculaire, premier rudiment de la *pie-mère*. La *dure-mère* se distingue ensuite, vers le 3e mois, tandis que l'*arachnoïde* se montre seulement dans les derniers mois de la vie embryonnaire.

La couche membraneuse différenciée comme couche vasculaire émet, vers la cavité crânienne, des prolongements multiples. En étudiant le développement du crâne, nous avons parlé (pag. 151) du *pilier moyen* qui correspond à la selle turcique et forme les enveloppes cérébrales de cette région, du *pilier postérieur* situé entre la moelle et l'arrière-cerveau et destiné à s'atrophier. Il est, en outre, d'autres prolongements transitoires ou permanents. Parmi ceux-ci, nous trouvons : 1° la *faux primitive* qui sera divisée, par la formation du trigone et du corps calleux, en deux portions : l'une inférieure, la *toile choroïdienne ;* l'autre supérieure, la *faux proprement dite.* En arrière, la faux se divise en deux feuillets qui s'unissent avec un nouveau prolongement membraneux, la *tente du cervelet.* Enfin, plus

en arrière encore, on trouve le repli des *plexus choroïdiens postérieurs* (Voy. fig. 74, p. 151).

A la fin du 4e mois, les membranes et leurs prolongements sont très bien développés (Kölliker).

III. SYSTÈME NERVEUX PÉRIPHÉRIQUE

1° GANGLIONS ET NERFS SPINAUX

A la suite de Von Baër et de Remak, on a cru, jusqu'à ces derniers temps (Kölliker le professait encore dans son *Traité* de 1879), que les ganglions spinaux provenaient d'une différenciation des cellules protovertébrales et que tout le système nerveux périphérique était d'origine mésodermique.

Les travaux de His, Hensen, Balfour, Milnes Marschall, etc., ont établi la provenance ectodermique des nerfs périphériques et de leurs ganglions.

La gouttière médullaire, au moment où elle vient de se fermer, est reliée à l'ectoderme par un *cordon ectodermique* d'où naissent des bourgeons cellulaires (*Gs*, fig. 160) qui se développent, de chaque côté de la moelle, entre celle-ci et la masse protovertébrale, en présentant un renflement, le *ganglion spinal* (*SG*, fig. 161). Ainsi se formeraient les *racines postérieures* et leur ganglion (Bedot, 1884). Mathias Duval (1) a ensuite démontré que le ganglion de la racine postérieure perd toute connexion avec le cordon ectodermique ; le ganglion s'unit secon-

(1) *Société de biologie*, 1885.

dairement à la moelle, au moyen de fibres nerveuses qui, émanées du ganglion, aboutissent à la substance médullaire et la pénètrent. Ainsi, les

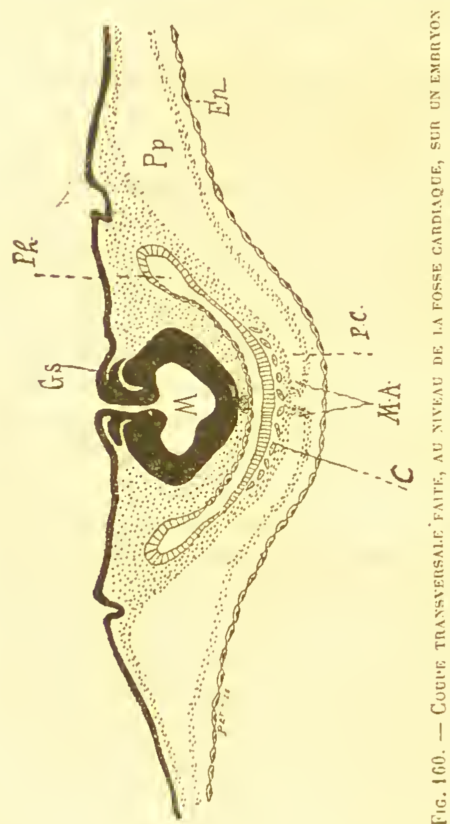


Fig. 160. — Coupe transversale faite, au niveau de la fosse cardiaque, sur un embryon de poulet à la vingt-sixième heure d'incubation.

M, moelle ; — *Gs*, ganglion spinal ; — *Ph*, pharynx ; — *En*, entoderme de la vésicule du jaune ; — *Pp*, cavité pleuro-péritonéale ; — *PC*. future cavité péricardique ; — *C*, cellules cardiaques ; — *MA*, mésocarde antérieur (d'après Mathias Duval, *Atlas*).

racines postérieures se développent du ganglion vers la moelle, ce qui s'accorde avec le rôle trophique attribué au ganglion.

Les *racines antérieures* (*Ra*, fig. 161 et fig. 151, page 370) naissent de la moelle même, c'est-à-dire

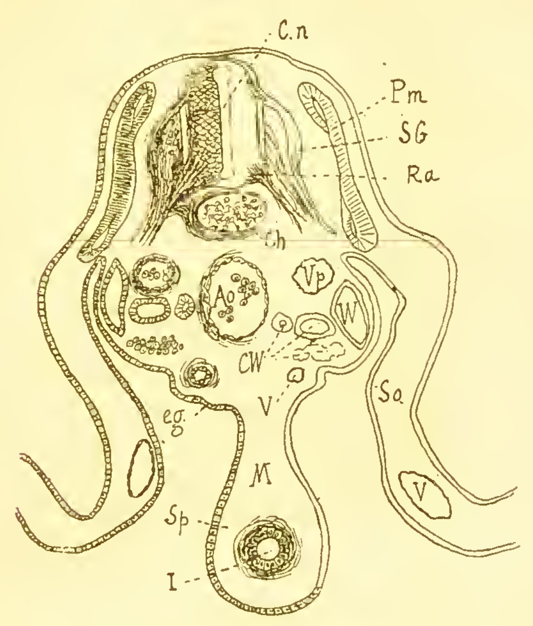


Fig. 161. — Coupe de la région lombaire d'un embryon de poulet, a la fin du quatrième jour.

Cn, canal neural; — *SG*, ganglion spinal; — *Ra*, racine antérieure d'un nerf spinal; — *Ch*, notocorde; — *Ao*, aorte; — *Vp*, veine cardinale postérieure; — *W*, canal de Wolff; — *C W*, canalicules de Wolff; — *V*, vaisseau sanguin; — *I*, cavité intestinale; — *M*, mésentère; — *Sp*, splanchnopleure; — *So*, somatopleure; — *eg*, épithélium germinatif (d'après Balfour).

des cellules des futures cornes antérieures; elles vont rejoindre le ganglion rachidien, pour se prolonger ensuite, en végétant du centre à la péri-

phérie, dans toutes les parties du corps. On ne peut affirmer encore si, dès le début, les nerfs sont en connexion avec leurs *appareils terminaux*, comme l'affirme Hensen, ou s'ils se mettent secondairement en rapport avec ces appareils.

2° NERFS CRANIENS

Les nerfs crâniens ont été étudiés en particulier par Marschall, Balfour et plus récemment, en 1885, par Froriep, Rabl, etc.

Quand la gouttière cérébrale se ferme, elle est reliée à l'ectoderme par un cordon ectodermique, comme la gouttière médullaire. Des traînées cellulaires, absolument comparables aux racines postérieures de la moelle, naissent de cette bandelette ectodermique et se renflent également en un ganglion. Ainsi se forment : le *trijumeau* et le *ganglion de Gasser*, le nerf *auditif* et le *facial*, qui naissent d'un rudiment commun, le *ganglion géniculé*, le *glosso-pharyngien*, le *pneumogastrique* et leurs ganglions.

Ces nerfs sont assimilables aux racines postérieures des nerfs spinaux.

Le *moteur oculaire-commun*, le *pathétique*, *le moteur oculaire externe*, l'*hypoglosse* et le *spinal* naissent de la base du cerveau, comme des racines antérieures.

Ces faits, avancés et soutenus surtout par Marschall, doivent être admis avec réserve. Bien des points restent inexpliqués, par exemple, la formation des nerfs crâniens mixtes qui naîtraient d'une seule

racine postérieure, ce qui est en contradiction avec la constitution des nerfs spinaux. Ces derniers, nerfs mixtes par excellence, sont toujours formés par l'union d'une racine antérieure motrice et d'une racine postérieure sensitive.

Le nerf *olfactif* et le nerf *optique* sont des expansions des vésicules cérébrales.

3° GRAND SYMPATHIQUE

L'embryologie démontre que le grand sympathique est un système surajouté au système cérébro-spinal. D'après les recherches de Balfour, de Schenk et Birdsall, d'Onodi, les ganglions de la chaîne sympathique proviennent d'un bourgeonnement des cellules des ganglions spinaux. La chaîne sympathique est d'abord formée par un tractus cellulaire renflé de distance en distance et rattaché aux ganglions spinaux. Les fibres nerveuses se montrent ultérieurement.

Quant aux *ganglions viscéraux*, ils naissent, par bourgeonnement cellulaire, des ganglions de la chaîne.

Ainsi, au début, tout le système nerveux est essentiellement constitué par des cellules ectodermiques et par les prolongements de ces cellules.

CHAPITRE XVII

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES DES SENS

I. APPAREIL DE LA VISION

1° GLOBE OCULAIRE

Les organes des sens, examinés au point de vue embryogénique, sont tous constitués sur un même plan général. On trouve toujours : un appareil ectodermique terminal recevant les impressions, des tubes nerveux transmettant ces impressions aux centres, des éléments mésodermiques se mêlant à l'appareil terminal pour lui fournir les tissus d'origine conjonctive et les vaisseaux.

Mais, dans aucun appareil sensoriel, ces divers éléments ne présentent une intrication plus grande que dans celui de la vision.

Le globe oculaire nous occupera d'abord ; nous décrirons ensuite les organes annexes.

La première ébauche de l'œil est représentée par les deux *vésicules optiques* (*Vo*, fig. 152, pag. 378 et *VO*, fig. 162), excroissances creuses de la vésicule cérébrale antérieure primaire (V_1). La base de ces vésicules se rétrécit en un pédoncule creux, futur nerf optique (*NO*, fig. 162) ; la cavité de la vésicule

communique avec la cavité cérébrale ; ses parois deviendront la *rétine* proprement dite et la *couche pigmentaire* qui la revêt extérieurement.

Les vésicules optiques se portent en dehors et

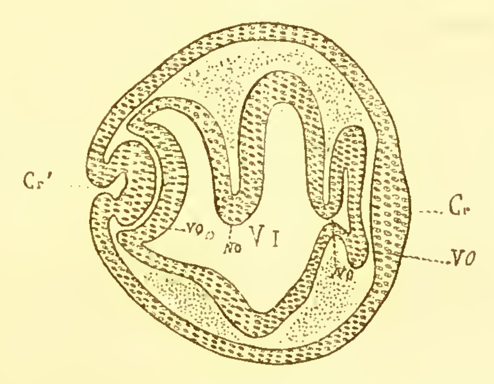


Fig. 162. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de poulet de la 46e a la 48e heure d'incubation (demi-schématique).

V_1, première vésicule cérébrale ; — *VO*, vésicule oculaire primitive ; — *NO*, son pédicule ou nerf optique ; — *Cr*, cristallin à l'état de simple épaississement ectodermique ; — *Cr'*, cristallin à l'état de fossette.

viennent se placer au-dessous de l'ectoderme (*Cr*) ; celui-ci s'épaissit, à ce niveau, et fournit une *vésicule épidermique* (*Cr'*) qui s'invagine dans la vésicule optique et devient le *cristallin*. Le mésoderme pénètre entre le cristallin et la paroi refoulée de la vésicule optique pour former le *corps vitré*. Tout le système est, en outre, plongé au milieu du tissu mésodermique qui se disposera en membranes, *cornée*, *sclérotique*, *choroïde*.

Les divers éléments de l'œil peuvent donc, au point de vue de leur origine blastodermique, être groupés de la manière suivante : 1° organe de provenance ectodermique directe ; 2° organes de provenance ectodermique indirecte; 3° organes d'origine mésodermique.

Nous suivrons cet ordre dans notre description.

1. Organe de provenance ectodermique directe.

CRISTALLIN.

Un épaississement ectodermique (*Cr*, fig. 162) se produit d'abord au point où doit se former le cristallin. Cet épaississement se creuse bientôt en une fossette (*Cr'*) que Kessler a observée sur un embryon de la 3e semaine. Les lèvres de la fossette se rapprochent et s'unissent pour donner une vésicule ovalaire à cavité centrale (4e semaine). La vésicule, d'abord rattachée à l'ectoderme par un court pédicule, ne tarde pas à s'en séparer complètement. Ses parois, formées par une assise de cellules épidermiques hautes, sont d'abord égales en épaisseur. Mais, dans les stades ultérieurs, la paroi postérieure s'épaissit de plus en plus, tandis que la paroi antérieure devient de plus en plus mince (*Cr*, fig. 163 et 164). Les cellules de la première s'allongent, se multiplient en se dédoublant suivant leur longueur et prennent ainsi l'aspect de fibres, ayant un noyau central, disposées parallèlement à l'axe optique. Dans la paroi antérieure, au contraire, les cellules

s'aplatissent et ne représentent plus qu'une couche épithéliale. Les modifications des parois déterminent peu à peu la disparition de la cavité centrale.

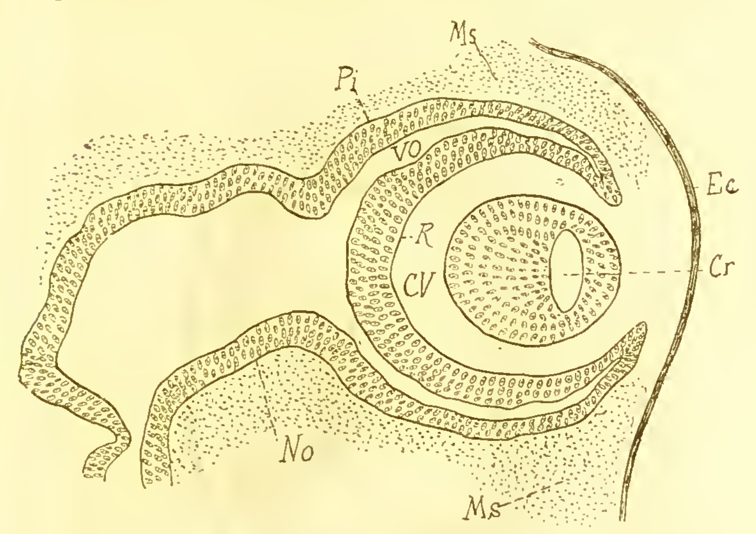


Fig. 163. — Coupe de la tête d'un embryon de poulet de 2 jours et demi montrant la vésicule optique secondaire (1).

Ec, ectoderme; — *Ms*, tissu mésodermique; — *Cr*, cristallin; — *VO*, cavité réduite de la vésicule oculaire primitive; — *CV*, cavité de la vésicule oculaire secondaire; — *R*, feuillet interne de cette vésicule ou rétine proprement dite; — *Pi*, feuillet externe ou couche pigmentaire de la rétine; — *NO*, pédicule de la vésicule optique ou nerf optique.

A partir du 5e mois, les fibres cristalliniennes perdent leur noyau et se disposent en étoiles caractéristiques.

(1) Sur les figures 163 et 164, les parois cristalliniennes semblent formées de plusieurs stratifications de cellules. Cet aspect est dû à l'obliquité de la coupe.

Les éléments du cristallin sont contenus dans la *capsule cristallinienne*, cuticule sécrétée par les cellules épithéliales du cristallin (Kölliker). Cer-

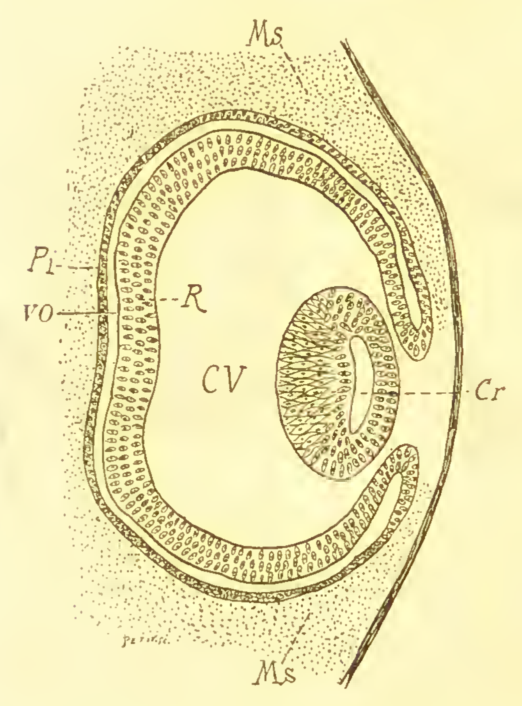


FIG. 164. — COUPE DE LA TÊTE D'UN EMBRYON DE POULET DE 3 JOURS, MONTRANT LA VÉSICULE OPTIQUE SECONDAIRE.

Mêmes lettres que dans la figure 163, le cristallin s'est aplati et sa cavité est très réduite.

tains auteurs la regardent cependant comme d'origine mésoblastique, opinion qui ne paraît pas fondée.

2. Organes de provenance ectodermique indirecte.

A. Rétine.

Vésicule optique primitive. — Dans ce groupe, trouvent place les organes dérivant de la *vésicule optique primitive* et de son *pédicule,* expansions des parois cérébrales qui proviennent elles-mêmes d'une invagination directe de l'ectoderme.

La *vésicule optique primitive* se modifie bientôt. La portion externe de sa paroi tend à venir s'appliquer contre la portion interne de la même paroi (*VO*, fig. 162). Il se produit là, un processus analogue a celui de la formation de la gastrula par invagination. La cavité primitive, prolongement de la cavité cérébrale, se rétrécit de plus en plus pour disparaître enfin (*VO*, fig. 163-164).

Le changement de configuration n'est pas dû à un refoulement exercé par le cristallin, puisque l'invagination commence, avant que le cristallin soit libre ; c'est un simple phénomène d'accroissement.

La vésicule optique primitive présente encore une autre invagination, par laquelle la portion inférieure de la paroi s'applique contre la portion supérieure. Cette invagination s'étend même au pédicule de la vésicule ou nerf optique. La figure 165, due à Oscar Hertwig, permet de comprendre le double sens, suivant lequel les parois externe et inférieure de la vésicule optique primitive se sont dirigées vers les parois opposées.

La vésicule optique primitive a ainsi fait place à une espèce de capsule à deux feuillets, désignée sous le nom de *vésicule optique secondaire* ou *cupule optique* (fig. 163-164-165).

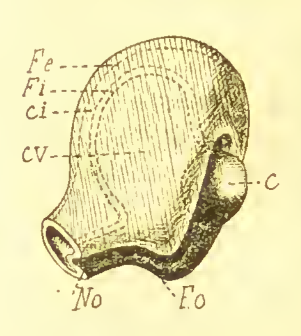


Fig. 165. — Représentation plastique de la vésicule optique secondaire avec le cristallin et le corps vitré (d'après O. Hertwig).

Fe, feuillet externe de la vésicule optique secondaire; — *Fi*, son feuillet interne; — *Ci*, cavité intermédiaire ou cavité de la vésicule oculaire primitive; — *CV*, cavité du globe oculaire ou du corps vitré; — *NO*, nerf optique avec invagination de son feuillet inférieur; — *FO*, fissure oculaire.

Des deux feuillets de cette cupule, l'interne (*Fi*) (ancienne portion externe de la vésicule optique primitive) formera la *rétine* (*R*); l'externe (*Fe*) la *couche pigmentaire* (*Pi*). La cavité de la cupule (*CV*) est la cavité du futur globe oculaire.

Feuillet interne de la vésicule optique secondaire. Rétine proprement dite.— Le feuillet interne (*R*) se distingue, dès le début, de l'externe (*Pi*), par un épaississement progressif qui cesse, en avant, suivant une ligne qui sera l'*ora serrata* (*OR*, fig. 167). A partir de là, jusqu'aux bords (*V*) de la coupe optique, le feuillet interne est aussi mince que l'autre ; nous les retrouverons tous les deux dans la constitution de la zone de Zinn et dans celle de l'iris.

La *rétine proprement dite* est donc formée par la partie postérieure du feuillet interne. Elle présente, pendant la vie fœtale, des plis qui disparaissent plus

tard. Chez le nouveau-né, la membrane est lisse; la *tache jaune* n'est même pas visible; on ne sait, au juste, à quel moment elle apparaît; on ignore également les causes déterminant la différenciation histologique de cette petite région.

Au début, la rétine est formée par des cellules allongées et fusiformes, qui se multiplient rapidement et se divisent en deux couches : l'une, externe, voisine de l'ancienne cavité effacée de la vésicule optique primitive, correspond morphologiquement aux cellules épithéliales du canal cérébro-spinal; l'autre, interne, plus rapprochée de la cavité du globe oculaire, est l'homologue des parois cérébrales. Aussi, est-ce dans cette dernière que nous verrons apparaître les *cellules ganglionnaires*, les *fibres nerveuses* de la rétine et les *couches granuleuses internes*, tandis que l'externe donnera la couche *granuleuse externe* et la *couche des cônes et des bâtonnets*. D'après Kölliker et Babuchin, les cônes et les bâtonnets proviennent de la transformation de simples cellules de la couche granuleuse externe. Ce point n'est pas définitivement établi; certains auteurs veulent les considérer comme des produits cuticulaires. Il serait prématuré de conclure. Le fait remarquable est que les cônes et les bâtonnets se développent dans une couche homologue à l'épithélium de l'épendyme, qui lui-même est constitué par des cellules ectodermiques.

Feuillet externe de la vésicule optique secondaire. Couche pigmentaire de la rétine. — Par son origine ectodermique, la couche pigmentaire se sépare définitivement de la choroïde. Elle est d'abord

constituée par deux couches de cellules polygonales. Le pigment apparaît, vers la 4e semaine, dans la couche profonde et dans la région antérieure de la vésicule optique secondaire ; il se propage d'avant en arrière et s'arrête au niveau du pédicule du nerf optique.

Fissure choroidale. — Quand on regarde l'œil d'un embryon de poulet n'ayant pas plus de huit ou neuf jours, on voit, sur le segment inférieur de l'iris, une raie incolore qui semble le diviser dans toute son épaisseur. Or, cette raie non pigmentée se prolonge, à l'intérieur de l'œil, sur le segment inférieur du globe, jusqu'au pédicule optique. Chez l'homme, elle disparaît, de la 6e à la 7e semaine.

Cette lacune de la couche pigmentaire trouve son explication dans le mode d'invagination des parois de la vésicule optique. La paroi inférieure vient s'appliquer contre la paroi supérieure. Sur une coupe transversale et verticale du globe oculaire (fig. 166), les deux feuillets de la vésicule sont repliés en une gouttière ouverte en bas et dont les lèvres, en se réunissant, ferment définitivement le segment inférieur du globe oculaire. A un moment donné, la vésicule optique secondaire présente donc, à sa partie inférieure, une fente qui a reçu le nom impropre de *fissure choroïdale*; quand les lèvres de la fente se sont soudées, la ligne de soudure reste encore privée de pigment pendant quelque temps.

Anormalement, cette fente ne se ferme pas; on se trouve en présence du *coloboma du globe oculaire*. Le coloboma peut-être limité à la choroïde ou seulement à l'iris. La sclérotique présente, au niveau de

la fente, une ectasie irrégulière. La rétine peut manquer, ou tapisser l'ectasie dans toute son étendue ou, enfin, passer au-dessus en formant des replis. La



Fig. 166. — Coupe transversale et verticale d'un œil d'embryon humain de quatre semaines ; vue de la moitié antérieure.

Le, feuillet externe de la vésicule optique secondaire ou couche pigmentaire ; — *Li*, feuillet interne ou rétine proprement dite ; — O, reste de la cavité de la vésicule optique primitive ; — *V*, corps vitré uni au mésoderme extra-oculaire par le pédoncule *P*, qui traverse la fissure choroïdale ; — *N*, vaisseaux pénétrant dans l'intérieur du corps vitré ; — *C*, cristallin, situé sur un plan antérieur (d'après Kölliker).

nutrition du cristallin et du corps vitré étant troublée par cette malformation, ces parties ne se développent pas normalement.

B. Nerf optique.

Le pédicule de la vésicule optique primitive est

creux; quand celle-ci se transforme en vésicule optique secondaire, l'invagination, qui refoule la paroi inférieure contre la supérieure, se propage au pédicule; celui-ci se dispose en gouttière à concavité inférieure (*No*, fig. 165). Les lèvres de la gouttière, en se soudant, emprisonnent, au centre du pédicule modifié ou nerf optique, des éléments mésodermiques, au milieu desquels se développera l'*artère centrale de la rétine*.

Le pigment s'arrête au niveau du nerf optique; ce dernier perfore simplement le feuillet pigmentaire et s'unit à la rétine proprement dite ou feuillet inférieur de la vésicule.

Le nerf optique a d'abord la même structure que les parois cérébrales et la vésicule optique : il est constitué par des cellules stratifiées. Ses parois s'épaississent et sa cavité disparaît, du globe oculaire vers le cerveau. Le nerf est encore creux à sa base que déjà se montrent les *fibres du nerf optique*. Leur origine est bien obscure; les uns les font naître sur place, les autres les font aller de la rétine vers le cerveau, d'autres enfin du cerveau vers la rétine.

La dernière opinion s'accorde mieux avec les lois qui président au développement des fibres nerveuses. Elle est soutenue par Kölliker : des faisceaux de fibrilles très délicates naissent de la substance grise de la région postéro-inférieure du cerveau intermédiaire. Ces faisceaux s'entre-croisent et se jettent ensuite dans les pédicules optiques. Les éléments cellulaires primitifs du pédicule se transforment en substance d'appui sans caractère distinctif.

3. Organes d'origine mésodermique.

A. Corps vitré.

Le corps vitré est de nature mésodermique. Kessler le considère comme un produit d'exsudation des vaisseaux ; ses cellules ne seraient que des globules blancs. D'après l'opinion la plus généralement admise, le corps vitré provient d'une invagination du tissu mésodermique par la fissure choroïdienne fig. 166). Il n'est pas autre chose que du tissu conjonctif prenant un aspect particulier par le développement de nombreux vaisseaux, par l'apparition d'une quantité toujours plus grande de substance intermédiaire gélatineuse et par l'invasion de globules blancs : c'est, en un mot, du tissu conjonctif sous-cutané qui s'est enfoncé dans l'œil et y a proliféré.

B. Membranes vasculaires de l'œil.

Les parois de la vésicule optique sont assimilables aux parois cérébrales, par leur origine, par leur structure. Or, les parois cérébrales sont comprises entre la pie-mère externe et la pie-mère invaginée ou plexus choroïdes, c'est-à-dire, entre une double couche vasculaire.

La vésicule optique secondaire présente la même disposition pendant la vie embryonnaire ; elle est comprise entre deux couches vasculaires : l'une interne, la *capsule vasculaire du corps vitré et du cristal-*

lin; l'autre externe, la *choroïde*; les deux sont en continuité.

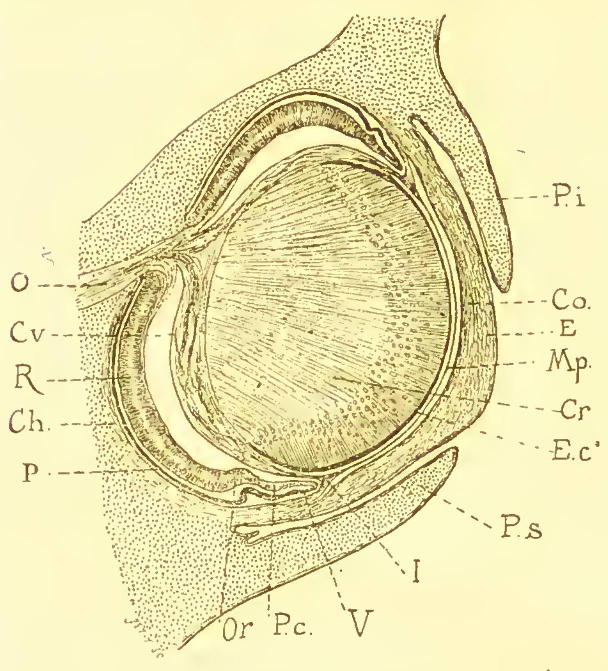


Fig. 167. — Coupe verticale antéro-postérieure de l'œil d'un lapin âgé de 18 jours.

CO, cornée; — *E*, épithélium de la cornée; — *Mp*, membrane pupillaire; — *Cr*, cristallin; — *Ec'*, épithélium du cristallin; — *Cv*, corps vitré; — *O*, nerf optique; — *R*, rétine; — *P*, couche pigmentaire de la rétine; — *Or*, ora serrata; — *Pc*, portion ciliaire de la rétine; — *V*, bord antérieur de la vésicule optique secondaire, les deux feuillets formeront le pigment de l'iris; — *Ch*, choroïde; — *I*, iris; — *Pi*, paupière supérieure; — *Ps*, paupière inférieure (d'après Kölliker).

Capsule vasculaire du corps vitré et du cristallin. — Des rameaux, venant de l'artère cen-

trale de la rétine, se répandent, sous forme de réseau vasculaire, dans les couches les plus superficielles du corps vitré, pour former la *capsule vasculaire du corps vitré*, appareil vasculaire qui se résorbe ensuite, laissant à sa place la *membrane hyaloïde*.

En avant, ce réseau vasculaire s'anastomose avec la *membrane capsulo-pupillaire* du cristallin.

L'artère hyaloïdienne, branche de l'artère centrale de la rétine, traverse le corps vitré dans le canal hyaloïdien. Arrivée à une faible distance du cristallin, elle se divise en un pinceau de ramifications qui recouvrent la face postérieure de la lentille, contournent son bord et se répandent sur la face antérieure. Ces vaisseaux communiquent avec ceux de l'iris, par lesquels est entraîné le sang veineux faisant suite au sang de l'artère hyaloïdienne.

Les vaisseaux sont supportés par les couches les plus superficielles du cristallin; une membrane ne leur sert de support qu'au niveau de la pupille, aussi la portion correspondante de la capsule vasculaire prend-elle le nom de *membrane pupillaire* de Wachendorff (*Mp*, fig. 167). D'abord en contact avec la cornée, la membrane est ensuite en rapport avec l'iris (*I*) qui descend entre la cornée et la face antérieure du cristallin. La capsule vasculaire est visible dès le 2e mois; ses vaisseaux commencent à disparaître vers le 6e ou le septième. A la naissance, quelques rares vaisseaux subsistent seulement à la périphérie, vers les bords de l'iris. La membrane pupillaire ne disparaît parfois qu'après la naissance; elle

peut aussi persister indéfiniment et troubler la vision. Cheselden inventa l'opération de la pupille artificielle pour remédier à une semblable disposition.

La membrane capsulo-pupillaire est l'organe qui préside à la nutrition du cristallin.

Kölliker la fait provenir d'une couche de derme que le cristallin aurait entraînée dans son invagination, couche qui entrerait pour une part dans la formation du corps vitré. Il est plus vrai de considérer cette capsule comme une partie de l'appareil mésodermique ou vasculaire qui préside à la nutrition de l'œil embryonnaire et dont nous avons encore à étudier la portion externe : la *choroïde*, *le corps ciliaire* et l'*iris*.

Choroïde et corps ciliaire. — Iris. — Le mésoderme, qui entoure la vésicule optique secondaire, se dispose en une couche membraneuse qui limite définitivement le globe oculaire. La partie la plus profonde de l'enveloppe mésodermique devient très vasculaire et forme la *choroïde* et la *lamina fusca* (*Ch*, fig. 167).

Vers le 2e mois, la choroïde s'hypertrophie dans sa région antérieure et donne ainsi naissance aux *procès ciliaires*, tandis qu'une petite portion du tissu mésodermique se différencie en *muscle ciliaire*.

L'*iris* (*I*) lui-même apparaît d'abord, vers la fin du 2e mois, comme un épaississement de la choroïde, disposé en anneau autour du cristallin et se continuant avec la membrane pupillaire. Il prend ensuite la forme lamelleuse qu'on lui connaît.

Le tissu mésodermique n'entre pas seul dans la constitution de l'iris. A partir de l'*ora serrata* (*Or*), les deux feuillets de la vésicule optique secondaire (*V*) restent également minces et se continuent, derrière les procès ciliaires où ils forment la *zonule* ou *zone de Zinn*, jusqu'à la face postérieure de l'iris. Ainsi l'orifice antérieur de la vésicule optique secondaire correspond en réalité à l'orifice pupillaire; mais, dans la région de l'iris, les deux feuillets de la coupe optique n'ont plus de caractère distinctif : le feuillet interne est, comme le feuillet externe, le siège d'un dépôt de pigment noir qui forme le pigment profond de l'iris.

C. Membranes fibreuses.

Sclérotique. — La sclérotique provient de la couche mésodermique qui enveloppe la vésicule optique. Cette couche subit un clivage qui la divise en deux lames : l'une interne, la choroïde; l'autre externe, la sclérotique. Cette dernière se développe lentement et, pendant longtemps, reste mal délimitée à l'extérieur.

Cornée. — Le développement de la cornée (*Co*, fig. 167) est encore l'objet d'interprétations différentes. On peut cependant le concevoir d'une façon assez simple : le feuillet fibro-cutané, revêtu d'ectoderme, forme, au devant de la vésicule optique secondaire, une couche cutanée se continuant avec le tissu mésodermique qui donne naissance à la sclérotique et à la choroïde; plus tard, le feuillet

fibro-cutané devient le tissu cornéen ; l'ectoderme forme l'épithélium stratifié de la cornée. Le tissu cornéen subit un clivage, d'où résulte la *chambre antérieure.* C'est ainsi que Kölliker comprend le développement de la cornée, mais tous les auteurs n'adoptent pas ses idées.

D'après Kessler, qui a fait de très remarquables recherches sur le poulet, le premier rudiment du tissu cornéen est représenté par une couche amorphe, produit d'exsudation de la couche ectodermique qui forme l'épithélium cornéen. Cette couche amorphe, située entre l'ectoderme et la face antérieure du cristallin, est envahie par les éléments mésodermiques qui fournissent les *corpuscules cornéens.* Ceux-ci décomposent la couche amorphe primitive en deux lames qui forment les deux membranes élastiques de Bowmann et de Descemet. C'est seulement alors que la cornée se met en continuité avec la sclérotique.

Dans l'état actuel de la science, on ne peut se prononcer entre ces deux opinions. Les travaux de Kessler jouissent cependant d'une grande autorité.

La cornée est visible au milieu du 2[e] mois; elle ne devient transparente qu'à la fin du troisième. Elle est, à ce moment, fortement incurvée et plus épaisse que la sclérotique. Chez les nouveau-nés, elle est encore plus épaisse que chez l'adulte.

Telle est l'évolution du globe oculaire pendant la vie embryonnaire ou, autrement dit, tel est son développement ontogénique. Or, les principales phases, par lesquelles passe l'œil embryonnaire de

l'homme pour arriver à son état de perfection, représentent des états qui sont permanents dans les divers échelons de la série des vertébrés. Il y a concordance parfaite entre l'évolution ontogénique et la série phylogénique. Il serait trop long de démontrer ici cette proposition. Mathias Duval s'en est chargé dans une leçon faite à la Société d'anthropologie (1). On comprendra, par cette lecture, quels puissants arguments le transformisme emprunte à l'étude comparative de l'embryogénie d'un organe avec l'anatomie comparée de ce même organe.

2° ORGANES ACCESSOIRES DE L'ŒIL

Les *paupières* (*Pi*, *Ps*, fig. 167) sont formées par un repli du tégument externe ; entre les deux lames ectodermiques, se trouve un prolongement du mésoderme.

Il suit de là que l'épithélium de la *conjonctive* est d'origine ectodermique.

Les paupières marchent l'une vers l'autre ; au 3e mois, elles arrivent au contact et les couches épithéliales se soudent ; la *conjonctive* est alors un sac entièrement clos. Peu de temps avant la naissance, la fente palpébrale se reproduit peut-être sous l'influence de la sécrétion des glandes de Meibomius et de la sortie des cils.

Les *glandes de Meibomius* font leur apparition vers

(1) M. Duval. Le développement de l'œil. *Bullet. de la Soc. d'anthropologie*, 1885.

le 4e mois, sous la forme de bourgeons pleins provenant du réseau de Malpighi. Les *cils* se développent comme les poils en général.

Chez beaucoup de vertébrés, il existe une troisième paupière, latérale, connue sous le nom de membrane nictitante, qui occupe l'angle interne de l'œil. Chez l'homme, elle est représentée par le pli *semi-lunaire*. Un reste de la peau, inclus entre le repli semi-lunaire et les conduits lacrymaux, formera la *caroncule lacrymale* avec ses poils et ses glandes.

Les *glandes lacrymales* naissent, dans le 3e mois, par des bourgeons pleins, de l'épithélium de la conjonctive, à la façon des glandes en grappe. Il se produit de 7 à 10 invaginations, d'où plusieurs glandes et autant de conduits excréteurs.

Le *canal nasal* apparaît au milieu du 2e mois; au 3e mois, les *conduits lacrymaux* existent; le *sac lacrymal* n'est visible qu'au 5e mois. Le trajet du canal nasal est d'abord irrégulier, tortueux, avec culs-de-sac sur les parois.

Pour Kölliker, reprenant les travaux de Coste, le canal nasal résulte de la jonction des bourgeons maxillaire supérieur et nasal externe. En haut, le canal se bifurque pour donner naissance aux deux conduits lacrymaux. Mais, d'après les recherches de Born, la formation du canal nasal doit être comprise autrement. Ce canal proviendrait de l'invagination d'une bandelette cellulaire pleine et ectodermique, allant de la fosse nasale au cul-de-sac de la conjonctive. La bandelette se creuse ultérieurement d'une cavité; son extrémité supérieure for-

merait le conduit lacrymal inférieur; le supérieur proviendrait d'un bourgeonnement secondaire de la bandelette. On tend à admettre ces travaux, vérifiés dans plusieurs classes de vertébrés.

II. APPAREIL DE L'AUDITION

Dans l'appareil si compliqué de l'audition, l'oreille interne ou labyrinthe représente l'organe essentiel. Le reste, c'est-à-dire l'oreille moyenne et l'oreille externe, n'est qu'accessoire et surajouté, comme le démontrent à la fois l'anatomie comparée et l'embryologie. Il est donc naturel de commencer l'étude du développement de cet appareil par celui de l'oreille interne.

1° OREILLE INTERNE OU LABYRINTHE

Vésicule auditive primitive.

L'oreille interne est constituée par une partie membraneuse contenue dans le rocher qui se moule sur elle. Cette partie membraneuse, très compliquée d'aspect, peut, en somme, se réduire à une vésicule membraneuse, la *vésicule auditive* que l'on trouve, dans toute sa simplicité, chez les vertébrés inférieurs.

Elle débute par un épaississement de l'ectoderme, de chaque côté du cerveau postérieur, au niveau de la deuxième fente branchiale (*b*, fig. 75, p. 162). L'ectoderme ainsi épaissi se creuse en une fossette;

celle-ci se ferme et devient une vésicule qui se sépare de l'ectoderme, en s'enfonçant dans les couches mésodermiques sous-jacentes. La vésicule épidermique entre presque en contact avec l'arrière-cerveau, ce qui avait fait croire qu'elle en était une expansion. Il n'en est rien. La vésicule auditive se

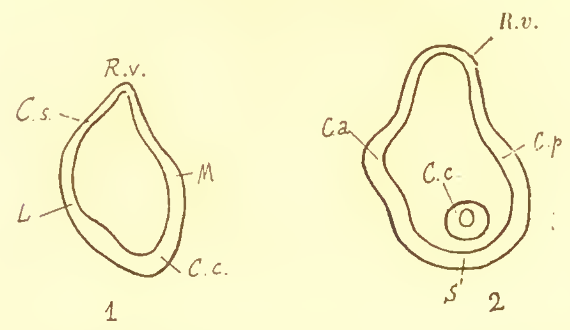


Fig. 168. — Premiers stades du développement de la vésicule auditive.

1, vésicule auditive d'un embryon de lapin de dix jours, coupe frontale. — *Rv*, récessus du vestibule ; — *Cs*, ébauche du canal demi-circulaire supérieur ; — *Cc*, ébauche du canal cochléaire ; — *L* et *M*, faces latérales de la vésicule.

2, coupe sagittale de la vésicule auditive d'un embryon de lapin de 15 jours. — *Rv*, récessus du vestibule ; — *Ca*, canal demi-circulaire antérieur ; — *Cp*, canal demi-circulaire horizontal ; — *Cc*, pointe du canal cochléaire coupée en travers ; — *S*, ébauche du saccule (d'après Kölliker).

développe comme le cristallin ; mais, elle s'en distingue ensuite par la persistance de sa cavité, que le cristallin perd.

Chez l'embryon d'un mois, la vésicule est séparée de l'ectoderme et se présente avec sa forme primitive arrondie. Le développement ultérieur la modifie rapidement. La vésicule devient d'abord piri-

forme (fig. 168, 1) et sa petite extrémité est le premier rudiment du *récessus du labyrinthe* ou *du vestibule* (*Rv*). Ce récessus est un diverticule aveugle,

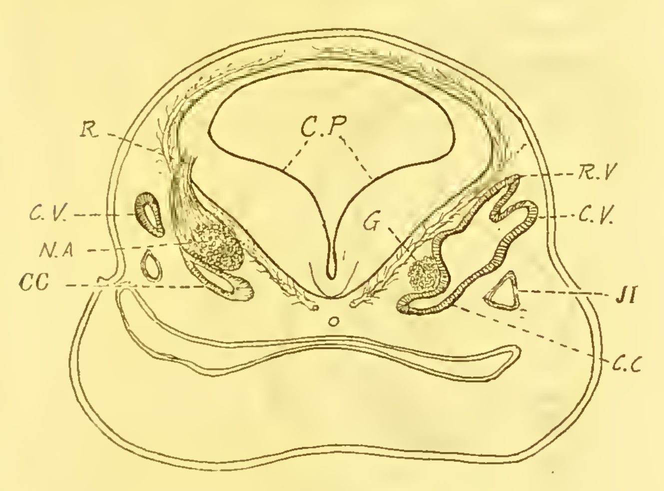


FIG. 169. — COUPE TRANSVERSALE DE LA TÊTE D'UN EMBRYON DE BREBIS DE 16 MILLIMÈTRES DE LONGUEUR ; RÉGION DU CERVEAU POSTÉRIEUR.

CP, cerveau postérieur; — *RV*, récessus du vestibule; — *CV*, ébauche du canal demi-circulaire vertical; — *CC*, canal cochléaire; — *G*, ganglion cochléaire ou spiral; — *R*, origine du nerf auditif sur le cerveau postérieur; — *NA*, nerf auditif. La coupe étant faite un peu obliquement, dans le côté gauche de la figure, on ne voit que la terminaison du canal cochléaire *CC* et du canal demi-circulaire *CV*; — *JI*, veine jugulaire interne (côté droit) (d'après Böttcher).

appelé *conduit endolymphatique*, logé dans l'aqueduc du vestibule et qui vient se mettre en contact avec la dure-mère, au niveau du sinus pétreux supérieur. Nous étudierons ses modifications successives.

Au moment même où se distingue le récessus, la paroi de la vésicule pousse deux protubérances, rudiments des *canaux demi-circulaires* verticaux (*Cs*,

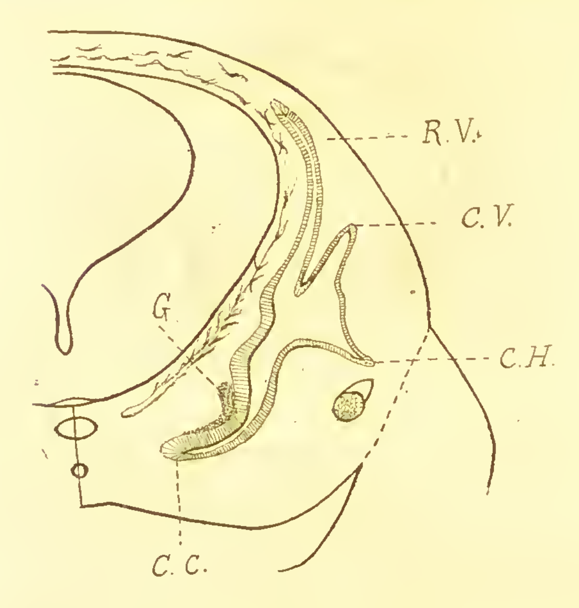


Fig. 170. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de brebis de 20 millimètres de longueur.

RV, récessus du labyrinthe ; — *CH*, canal demi-circulaire horizontal ; — *CV*, canal demi-circulaire vertical ; — *CC*, canal cochléaire ; — *G*, ganglion spiral (d'après Böttcher).

Ca, fig. 168) ; le canal horizontal se montre peu après (*Cp*, 2, fig. 168) ; l'extrémité antéro-interne s'étire en un tube (*CC*) qui est la première ébauche du *canal cochléaire* (fig. 169).

Les *canaux demi-circulaires* paraissent, de très bonne heure, dès le quinzième jour, chez le lapin, comme des diverticules de la vésicule auditive produits par un soulèvement de la paroi vésiculaire, en forme de pli (*CV*, fig. 169-170). Leur cavité communique d'abord largement avec celle de la vésicule; puis, leurs parois se soudent oblitérant la cavité et ne laissant persister que le fond du diverticule, sous



Fig. 171. — Diagramme du labyrinthe membraneux chez les mammifères.

U, utricule; — *S*, saccule; — *R*, récessus du vestibule; — *Cr*, *canalis reuniens*; — *V*, cœcum de l'entrée du canal cochléaire; — *Cc*, canal cochléaire; — *K*, coupole formant le sommet du canal cochléaire (d'après Gegenbaur).

la forme d'un canal courbe ouvert dans le vestibule par ses deux extrémités. Après la résorption de la portion soudée de leurs parois, chacun des diverticules primitifs s'est converti en un canal demi-circulaire.

Ainsi, la vésicule auditive offre, en arrière, les rudiments des canaux demi-circulaires; en avant le tube cochléaire (fig. 169 et 170).

La partie centrale de la vésicule (fig. 171) représente le *vestibule membraneux*. Un étranglement divise cette portion moyenne en deux cavités secon-

daires : l'*utricule* (*U*) et le *saccule* (*S*). Le pli, qui sépare ces deux dernières parties, s'avance jusqu'à l'embouchure du recessus du vestibule (*R*), si bien que celui-ci est subdivisé en deux branches dont l'une s'ouvre dans le saccule, l'autre dans l'utricule. Utricule et saccule ne communiquent plus entre eux que par cette branche bifurquée du recessus (*R*).

Pendant ces modifications, un étranglement se produit entre le saccule et le canal cochléen : ce point rétréci (*Cr*) porte le nom de *canalis reuniens* de Hensen.

Tous les éléments de l'oreille interne sont ainsi ébauchés. La vésicule a bien changé d'aspect; mais sa cavité est toujours une : les différentes parties décrites communiquent entre elles ; leurs cavités sont remplies par l'*endolymphe*.

Le *limaçon* (*Cc*), c'est-à-dire la région la plus compliquée de l'oreille interne, est, au début, un simple tube épithélial, prolongement de la vésicule auditive. Ce tube s'allonge et se replie en spirale. A la 8e semaine, il décrit un tour complet; de la 11e à la 12e semaine, il est entièrement développé.

Éléments mésodermiques.

La vésicule était, au début, simplement épidermique. Vers la 8e semaine, le tissu mésodermique qui l'enveloppe s'est différencié ; on y peut distinguer du cartilage. En effet, le labyrinthe épithélial se revêt de bonne heure d'une paroi de tissu conjonctif qui se dispose en trois couches : une interne,

mince, origine de la paroi membraneuse de la vésicule; une externe, épaisse, qui donne du cartilage et plus tard de l'os; une moyenne ou intermédiaire, plus molle, composée de tissu gélatineux, destinée à se résoudre en un liquide appelé *périlymphe.*

Le tissu conjonctif, enveloppant le tube cochléen, devient de plus en plus épais et se dispose, comme il vient d'être dit, en trois couches : une interne qui devient la membrane du tube (membrane basilaire, membrane de Reissner (12, 10, fig. 172); une externe qui forme le limaçon cartilagineux, puis osseux ; une intermédiaire à tissu conjonctif gélatineux. Cette dernière couche se résorbe et laisse à sa place deux cavités, remplies de *périlymphe*, cavités qui sont les *rampes tympanique* et *vestibulaire* (1, 2, fig. 172). Dans la cavité de la spirale décrite par le limaçon, se trouve aussi du tissu mésodermique qui formera la *columelle;* au milieu de ce tissu se voient les vaisseaux et les nerfs.

Les *vaisseaux* se montrent, de très bonne heure, dans les parois mésodermiques.

Les transformations ultérieures et définitives porteront sur l'épithélium de la vésicule, épithélium ectodermique qui se modifiera pour devenir sensoriel.

Modifications de l'épithélium.

L'épithélium de la vésicule auditive subit des changements profonds. Sur la plus grande étendue des parois du labryrinthe, il reste à l'état d'épithélium indifférent formé de cellules cubiques. Mais.

en certaines régions, les cellules épithéliales deviennent cylindriques ou fusiformes, munies de cils, à leur surface libre. Ces cellules méritent le nom de *cellules auditives*. Elles constituent la *tache acoustique* du saccule et de l'utricule, la *crête acoustique* que l'on trouve à l'orifice ampullaire de chaque canal demi-circulaire. Dans le limaçon, elles forment l'*organe de Corti* (19), dont Boettcher a particulièrement étudié le développement histologique.

Le *limaçon membraneux* ou *canal de la lame spirale* de l'adulte est le tube cochléen primitif. Son épithélium faisait partie du revêtement épithélial de la vésicule auditive primitive; il est donc, au début, constitué par des cellules épidermiques.

Sur une coupe transversale, le canal membraneux se présente sous l'aspect d'un triangle (fig. 172) dont le sommet interne s'insère sur la *lame spirale osseuse* (22). Celle-ci est formée de deux lèvres : sur la lèvre antérieure ou vestibulaire, se trouve la *bandelette sillonnée* (14) formée par le périoste épaissi à ce niveau. Les cellules soulevées de l'épithélium se transforment et deviennent les *dents auditives* ou *dents de la première rangée de Corti* (15).

Sur la membrane basilaire (12), l'épithélium forme deux saillies ou bourrelets. L'interne ou *grand bourrelet épithélial* est constitué par une seule couche de cellules très élevées (Boettcher), placées du côté de la bandelette sillonnée. Il disparaît au fur et à mesure que le développement progresse.

Le bourrelet externe ou *petit bourrelet épithélial* forme l'*organe de Corti*. On y distingue, en allant

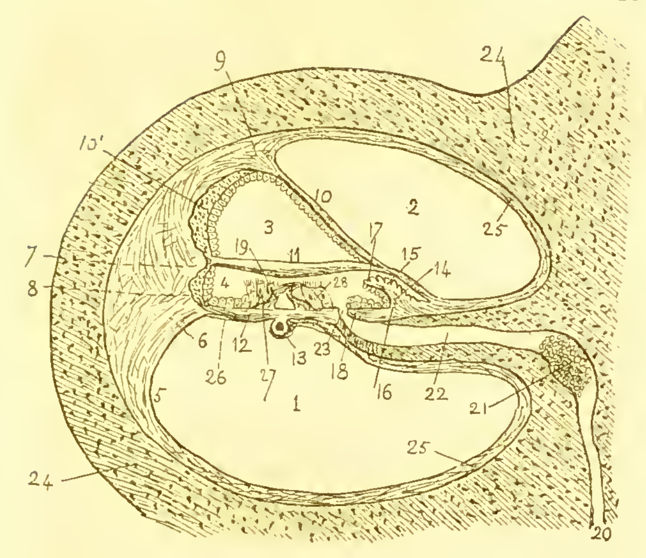


Fig. 172. — Coupe demi-schématique du limaçon membraneux et des rampes.

1, rampe tympanique; — 2, rampe vestibulaire; — 3, canal antérieur du limaçon membraneux; — 4, canal postérieur ou canal de Corti; — 5, Ligament spiral; — 6, Partie moyenne ou anguleuse de ce ligament donnant attache à la membrane basilaire; — 7, bourrelet du ligament spiral sur lequel vient se fixer la membrane réticulaire de Corti; — 8, Sillon spiral externe doublé par un prolongement de la membrane basilaire; — 9, extrémité antérieure du ligament spiral donnant insertion à la membrane de Reissner; — 10, membrane de Reissner séparant le canal triangulaire (3) de la rampe vestibulaire (2); — 10', Bande vasculaire limitant en dehors le canal triangulaire; — 11, membrane de Corti; — 12, membrane basilaire; — 13, vaisseau spiral sous jacent à la zone lisse de cette membrane; — 14, coupe de la bandelette sillonnée; — 15, sa face antérieure surmontée de dents auditives; — 16, sa face postérieure reposant sur la lame spirale osseuse — 17, sa lèvre antérieure ou vestibulaire; — 18, sa lèvre postérieure ou tympanique; — 19, les deux piliers de l'organe de Corti; — 20, un rameau du nerf cochléen montant obliquement dans le canal spiral de Rosenthal; — 21, ganglion spiral; — 22, rameau du nerf cochléen cheminant entre les deux lamelles de la lame spirale osseuse; — 23, l'un des orifices par lequel ce rameau pénètre dans le canal de Corti; — 24, tissu osseux de la lame des contours; — 25, périoste; — 26, cellules de Claudius; — 27, cellules ciliées externes; — 28, cellules ciliées internes.

de dedans en dehors, une cellule longue, ciliaire, c'est la *cellule ciliaire interne* (28), puis une cellule qui donnera l'*arc de Corti* (19), puis enfin six cellules qui forment les cellules *ciliaires de Corti* (27) et les cellules à bâtonnets de *Deiters*.

D'après cette description, qui résume les travaux de Hensen et Boettcher, les deux piliers de Corti proviennent d'une seule cellule dont le noyau se scinde en deux, tandis que la substance intermédiaire se résorbe. Ces faits ne sont pas encore généralement admis.

La *membrane de Corti* (11) (*membrana tectoria*) serait, d'après Coyne, un produit des cellules épithéliales, une formation cuticulaire constituée par la coalescence des cils vibratiles agglutinés, réunis par une substance sécrétée par les cellules. Pour le même auteur, la membrane de Corti n'aurait pas d'insertion externe sur le ligament spiral externe, contrairement à la figure 172, dessinée d'après les données de Lœwenberg.

Ainsi, l'appareil sensoriel de l'audition provient de cellules épithéliales et, malgré sa complication morphologique, l'embryologie y retrouve une portion invaginée de l'ectoderme.

Nerf auditif. — Le nerf auditif aboutit à ces formations épithéliales; il naît de l'arrière-cerveau par une traînée cellulaire qui lui est commune avec le facial. Les deux nerfs ne se séparent que plus tard. Le nerf acoustique se met en contact avec la vésicule auditive et se divise en deux branches: l'une *vestibulaire*, sur laquelle est le ganglion de Scarpa,

se termine dans les taches acoustiques et dans la crête acoustique; l'autre, *cochléenne*, se dirige vers un ganglion (*G*, fig. 169 et 170) situé dans la concavité du tube cochléen. Au fur et à mesure que le limaçon s'enroule, ce ganglion s'étire en une lame mince qui forme le *ganglion spiral* (21) logé dans le canal de Rosenthal (20).

2° Oreille moyenne.

D'après l'opinion la plus répandue, la partie supéro-postérieure de la première fente branchiale reste béante et persiste sous la forme d'un conduit tubulaire, mettant la cavité pharyngienne en communication avec l'extérieur; le conduit, bientôt cloisonné par la membrane du tympan, se divise en deux parties, la trompe d'Eustache et le conduit auditif externe.

Cette conception si simple ne répond pas absolument à la réalité, et, malgré les nombreux travaux produits sur le sujet, bien des points restent encore obscurs.

Pour Urbantschitsch, la *trompe d'Eustache* provient d'une invagination de la paroi pharyngienne, marchant à la rencontre d'une invagination ectodermique qui forme le conduit auditif externe. Au point de rencontre des deux dépressions, se trouve la *membrane du tympan*. La première fente branchiale ne serait pour rien dans ces formations.

Moldenhauer, Kölliker, n'acceptent pas ces conclusions et font intervenir la fente branchiale. Pour

eux, la trompe d'Eustache naît aux dépens d'un diverticulum de la partie interne et postérieure de la première fente. Ce diverticulum ou *canal tubo-tympanique* se porte en dehors, en haut, en arrière, et se renfle en une cavité qui est la *caisse du tympan.*

La cavité tympano-tubaire est purement virtuelle, jusqu'à la naissance, le revêtement épithélial des parois opposées étant amené au contact par l'état turgide et œdémateux du tissu conjonctif muqueux sous-jacent, dont on a pu dire ainsi, mais à tort, qu'il remplissait la caisse du tympan. Les *osselets*, dont nous avons fait connaître la provenance, en étudiant les arcs branchiaux (voy. p. 180), sont plongés au milieu du tissu gélatineux dense qui se trouve en dehors du conduit *tubo-tympanique.* Dans ce tissu, sont aussi la *corde du tympan*, le *muscle de l'étrier* et le *muscle interne du marteau.*

Plus tard, quand l'air pénètre dans la trompe d'Eustache et dans la caisse, le tissu gélatineux se résorbe, la cavité tympanique s'accroît et les osselets semblent situés dans son intérieur ; mais ils restent toujours en dehors de la muqueuse qui les recouvre.

La *membrane du tympan* se développe aux dépens de la plaque épaisse de tissu conjonctif qui renferme les osselets de l'ouïe. Cette plaque s'amincit et prend l'aspect d'une membrane, lorsque le conduit auditif externe et le conduit tubo-tympanique sont arrivés au contact. La membrane est enchâssée dans le *cercle tympanal.* Elle est à peu près horizontale, pendant la vie fœtale et même à la naissance. Elle se relève ensuite peu à peu.

La *fenêtre ronde*, ou tympan secondaire, représente une portion non chondrifiée du cartilage du rocher.

3° Oreille externe.

Le développement du *pavillon de l'oreille* a été bien étudié par His, en particulier. Cet auteur a montré qu'il se formait aux dépens des lèvres de la première fente branchiale, c'est-à-dire aux dépens des deux premiers arcs branchiaux. Cinq à six tu-



Fig. 173 et fig. 174. — Développement du pavillon de l'oreille (d'après His).

Fig. 173. — 1, 2, 3, 4, 5, 6, les 6 tubercules cutanés bordant la première fente branchiale.

Fig. 174. — Les tubercules ont leur position définitive: — 1, tubercule du tragus; — 5, tubercule de l'antitragus; — 2 et 3, tubercules formant l'hélix; — 4, tubercule de l'anthélix; — 6, tubercule du lobule de l'oreille; — M, mâchoire inférieure.

bercules cutanés se dressent sur les bords de la fente; l'union de tel ou tel tubercule, l'hypertrophie

de tel ou tel autre donnent au pavillon sa forme définitive, vers le 5e mois de la grossesse. L'examen des deux figures 173 et 174, suffit pour faire comprendre cette évolution.

Le *conduit auditif externe* se développe dans la région un peu déprimée où s'est effectuée l'occlusion de la première fente branchiale. Sa portion cartilagineuse est un prolongement du cartilage de la conque, auquel s'ajoute un petit cartilage isolé. La portion osseuse résulte de l'extension du cercle tympanal, avec coopération de l'écaille et de la portion mastoïdienne du temporal. Pendant la vie embryonnaire, le conduit est oblitéré par une prolifération épithéliale, ce qui permet de comprendre la possibilité des imperforations et des rétrécissements congénitaux dont cet organe est le siège.

III. APPAREIL DE L'OLFACTION

En étudiant les transformations de l'appareil branchial, on a déjà vu, en partie, comment se développaient la cavité buccale et les fosses nasales. L'organe de l'olfaction débute par deux *épaississements ectodermiques*, éloignés l'un de l'autre, qui se creusent en deux *fossettes olfactives*, bien marquées dès la 4e semaine (*Fo*, fig. 175). Ces fossettes, d'abord sans relation avec la cavité buccale, communiquent avec celle-ci, vers la 6e semaine, par un sillon superficiel, le *sillon nasal* (*Si*). Sillon et fossette s'enfoncent bientôt dans le tissu mésodermique sous-jacent; la fossette devient une excavation allongée dont les lèvres

sont les deux bourgeons nasaux, externe (*Ne*) et interne (*Ni*); le bourgeon nasal externe se soude avec le bourgeon nasal interne; les deux sillons nasaux sont ainsi transformés en tubes, rudiments des fosses nasales, s'ouvrant largement dans la cavité buccale. A ce stade seulement, existe une cavité bucco-nasale

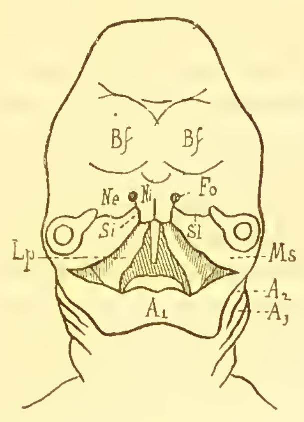


Fig. 175. — Embryon de quarante jours (schéma d'après Coste).

Bf, partie supérieure du bourgeon frontal; — *Fo*, fossette olfactive; — *Si*, sillon nasal; — *Ni*, bourgeon nasal interne; — *Ne*, bourgeon nasal externe; — *Sl*, sillon lacrymal; — *Ms*, bourgeon maxillaire supérieur; — *Lp*, lame palatine; — A^1, A^2, A^3, arcs branchiaux.

que les *lames palatines* (*Lp*) divisent en portion inférieure ou digestive et portion supérieure ou respiratoire. Les conduits *naso-palatins* ou *canaux de Stenson* sont un reste de la communication originelle entre la cavité buccale et la portion respiratoire de la cavité nasale.

Les sillons olfactifs, en s'enfonçant de plus en

plus profondément, finissent par s'ouvrir, en arrière, dans l'aditus antérieur ou pharynx.

Muqueuse nasale. — La muqueuse nasale présente, chez l'adulte, deux régions bien distinctes : l'une supérieure, d'une coloration jaunâtre plus ou moins accusée, *muqueuse olfactive* ou *labyrinthe olfactif ;* l'autre inférieure, à épithélium cylindrique et vibratile, *muqueuse respiratoire.*

L'épithélium de l'une et de l'autre provient de l ectoderme : celui de la muqueuse olfactive est l'épithélium de la fossette olfactive même ; certaines cellules épithéliales se sont différenciées en cellules sensorielles, *cellules olfactives* de Schultze, auxquelles aboutissent les terminaisons du nerf olfactif. L'épithélium de la muqueuse respiratoire fait d'abord partie du revêtement de la cavité bucco-nasale.

Au 3e mois, le chorion et l'épithélium ont leurs caractères définitifs ; les glandes sont visibles au 4e mois.

Organe de Jacobson. — Sur le plancher des fosses nasales, de chaque côté de la cloison, est un organe tubulaire, partiellement entouré d'une capsule cartilagineuse, étendu de l'orifice postérieur à l'orifice antérieur des fosses nasales, où il communique avec la cavité buccale par le canal de Stenson. Ces *organes*, dits *de Jacobson*, surtout développés chez les mammifères herbivores, se retrouvent chez l'embryon humain. Ils représentent un diverticule de la muqueuse; on peut suivre dans leurs parois, outre des ramifications du trijumeau, des branches du nerf olfactif avec les mêmes terminaisons que

dans la muqueuse olfactive, aussi certains auteurs les considèrent-ils comme faisant partie de l'appareil de l'olfaction. Les organes de Jacobson serviraient spécialement à recueillir les impressions odorantes émanées de la cavité buccale (1).

Sinus. — La muqueuse des fosses nasales offre encore des diverticules plus profonds qui persistent. Ce sont les *sinus* osseux, avoisinant les fosses nasales: *sinus ethmoïdal, antre d'Highmore, sinus sphénoïdal, sinus frontal.* Ces diverticules muqueux sont d'abord enveloppés d'une capsule cartilagineuse qui disparaît, quand l'os s'est formé autour d'elle.

Les *sinus ethmoïdaux* et le *sinus maxillaire* sont ébauchés au 6e mois. Les *sinus sphénoïdaux* distincts, chez le fœtus, comme sinus cartilagineux, ne sont des cavités osseuses qu'à la puberté. Les *sinus frontaux* se montrent à dix ans et sont complètement développés de dix-huit à vingt ans.

Nerf olfactif. — Le *bulbe du nerf olfactif* est une expansion de la première vésicule du cerveau. Il faut l'assimiler à un lobe cérébral, dont il a réellement l'importance chez certains animaux. Des cellules du bulbe olfactif, partent les *filets du nerf olfactif*, fibres nerveuses sans myéline qui se mettent en relation avec l'épithélium du labyrinthe olfactif.

IV. ORGANE DU GOUT

Le développement de la langue a été décrit à propos du tube digestif. La muqueuse linguale est

1. Gegenbaur, *Anatomie comparée*, p. 716.

d'origine ectodermique. Parmi les cellules de son épithélium pavimenteux stratifié, quelques-unes se différencient en *cellules gustatives* qui se groupent pour former les *corpuscules gustatifs*. Ceux-ci, surtout abondants sur les parois des sillons qui circonscrivent les papilles caliciformes, reçoivent les terminaisons des nerfs du goût.

V. ORGANE DU TACT

L'organe du tact est la peau, que nous avons déjà étudiée. Les nerfs s'y terminent de plusieurs manières : tantôt par des *rameaux fibrillaires* renflés en bouton à leur extrémité, au milieu des cellules du corps muqueux de Malpighi ; tantôt les nerfs se jettent dans des corpuscules ou ménisques tactiles placés dans le derme ou dans le tissu cellulaire sous-cutané, comme les corpuscules de Pacini, de Meissner, de Krause, etc. D'après Ranvier (1880), les cellules qui font partie des corpuscules du tact ne sont ni des cellules épithéliales ni des cellules nerveuses ; ce sont des cellules du mésoderme différenciées en vue d'une adaptation spéciale.

Considérés au point de vue général de leur provenance blastodermique, les organes des sens présentent, tous, un fonds commun, essentiel, constitué par des cellules ectodermiques.

Dans la peau, l'épithélium ne se différencie pas.

Au niveau de la langue et des fosses nasales, certaines cellules prennent des caractères spéciaux, au milieu des cellules épithéliales indifférentes.

La vésicule auditive primitive est d'abord purement ectodermique; ce sont les cellules épithéliales de cette vésicule qui, par leurs transformations, donneront les taches auditives, les crêtes auditives et l'appareil si compliqué de la lame spirale membraneuse.

Enfin, dans le globe oculaire, les cellules sensorielles de la rétine, les cônes et les bâtonnets, sont encore des cellules épidermiques qui se sont invaginées au moment de la formation de la gouttière médullaire.

Ainsi, tous les éléments sensoriels proviennent des cellules ectodermiques. Le feuillet mésodermique apporte les éléments nutritifs et les appareils de soutènement de nature conjonctive.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De cette étude organogénique, se dégage une idée synthétique sur la structure générale du corps humain.

L'organisme si compliqué est réductible, de par sa provenance blastodermique, à deux lames cellulaires : l'une interne, l'entoderme ; l'autre externe, l'ectoderme, qui enveloppe la première.

Chacun de ces deux feuillets primaires donne, par une invagination de ses éléments, un grand appareil organique : le feuillet externe fournit le système nerveux central et le système nerveux périphérique. Les cellules qui le composent, depuis les cellules épidermiques de la peau jusqu'aux cellules nerveuses du cerveau, présentent une série progressive de différenciations : organes de la sensibilité générale dans la peau, cellules sensorielles dans les organes des sens, elles deviennent, dans les centres nerveux, les cellules qui président à la sensibilité, à la motilité et à la pensée.

Le feuillet interne, ou feuillet végétatif, est, lui aussi, le siège d'une grande invagination qui se fait

symétriquement et d'où proviennent le feuillet moyen et la cavité générale du corps. Du revêtement épithélial de cette cavité, émanation de la cavité intestinale primitive, dérivent les organes génitaux internes.

Ainsi le feuillet externe se différencie jusqu'à la cellule qui pense; le feuillet interne, jusqu'à la cellule qui reproduit.

FIN

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I

Œuf ou ovule.

CHAPITRE II

Segmentation. — Formation du blastoderme.

CHAPITRE III

Ébauche de l'embryon.

CHAPITRE IV

Enveloppes fœtales. — Annexes du fœtus.

DEUXIÈME PARTIE

ORGANOGÉNIE

CHAPITRE V

Appareil squelettique central.

CHAPITRE VI

Appareil branchial. Développement de la face et du cou.

CHAPITRE VII

Développement des membres.

CHAPITRE VIII

Développement du tube digestif.

CHAPITRE IX

Glandes annexes du tube intestinal.

CHAPITRE X

Développement de l'appareil respiratoire.

CHAPITRE XI

Développement de l'appareil circulatoire.

CHAPITRE XII

Développement des organes génitaux internes.

CHAPITRE XIII

Développement de l'appareil urinaire définitif.

CHAPITRE XIV

Développement des organes génitaux externes.

CHAPITRE XV

Développement du tégument externe.

CHAPITRE XVI

Développement du système nerveux.

CHAPITRE XVII

Développement des organes des sens.

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES

6426-90. — Corbeil. Imprimerie Crété.

P ux

s.
I v.
Il le

I\

Pr

1

É

1 v

Tl

com.

Ancien chef des ... de pharmacie.

Un vol. in-8, avec figures dans le texte............ 15 fr.

